

# | 交 替 劇

## 研究項目B01 2012年度研究報告書

文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2010～2014

ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：  
学習能力の進化に基づく実証的研究

$$V_{x'} = 0$$

$$V_{y'} = (1-s)(x+y)$$

$$V_{z'} = (1-c)z$$

$$V = (1-c)z + (1-s)(1-z)$$

$$W_{x'} = (x+y)(x+z)$$

$$W_{y'} = (1-s)(x+y)y$$

$$W_{z'} = (1-c)z$$

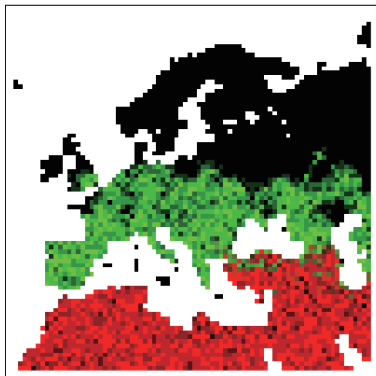
$$W = (1-c)z + (1-sy)(1-z)$$

# 交替劇

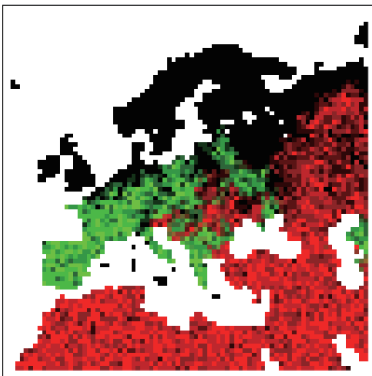
ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：  
学習能力の進化に基づく実証的研究

## 研究項目 B01 研究報告書 2012 年度

(a) フェーズ 1



(b) フェーズ 2



(c) フェーズ 3

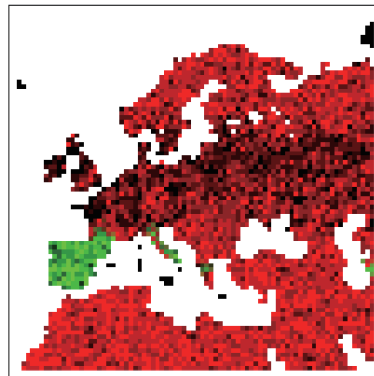


図 2. シナリオ 1 (変動環境) のフェーズ 1 (a)、フェーズ 2 (b)、フェーズ 3 (c)における二種の典型的な空間分布。 $A=10.0$ ,  $T=400$ ,  $a=0.001$ ,  $b=0.7$ ,  $B=0.05$ ,  $l=0.0004$ ,  $F=0.003$ ,  $D_0=0.05$ ,  $e=0.8$ ,  $m=0.7$ ,  $c_s=-0.01$ ,  $\tau=2.0$ ,  $n=3$ ,  $N=5$ 。緑と赤はそれぞれネアンデルタールとサピエンスの密度が高いところを表している。黒と白はそれぞれ人類が存在しない陸域と水域を表す。



## 目次

|            |    |
|------------|----|
| 研究組織 ..... | iv |
|------------|----|

### 研究報告

|                                  |          |
|----------------------------------|----------|
| 文化進化速度と交替劇 .....                 | 青木 健一 1  |
| 文化進化の数理モデル：その狙いと今後の展望 .....      | 若野友一郎 9  |
| アフリカにおけるホモ・サピエンスの進化と拡散について ..... | 木村 亮介 17 |
| 創造的な人は真似も上手い？ .....              | 高橋 伸幸 29 |
| 現代人ゲノム中の古代人由来ハプロタイプの評価 .....     | 嶋田 誠 43  |
| 資源分布と交流の起源 .....                 | 堀内 史郎 55 |
| 文化進化速度と異文化交流 .....               | 中橋 渉 67  |
| ヨーロッパにおける交替劇をシミュレーションで理解する：      |          |
| 気候変動、文化進化、地形の役割に注目して .....       | 小林 豊 87  |
| 遺伝データからヒトの新大陸進出を考察する .....       | 山口今日子 97 |

### 班会議等

|           |     |
|-----------|-----|
| 第1回 ..... | 103 |
| 第2回 ..... | 103 |

|            |     |
|------------|-----|
| 研究発表 ..... | 105 |
|------------|-----|

## 研究組織 研究項目 B01 「ヒトの学習能力の進化モデルの研究」

### 研究代表者

青木健一：東京大学・大学院理学系研究科・名誉教授

### 研究分担者

川崎廣吉：同志社大学・文化情報学部・教授

若野友一郎：明治大学・大学院先端数理科学研究科・准教授

木村亮介：琉球大学・亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構・特命准教授

### 招待研究者

高橋伸幸：北海道大学・大学院文学研究科・社会科学実験研究センター・准教授

嶋田誠：藤田保健衛生大学・総合医科学研究所・講師

堀内史朗：芝浦工業大学・教育イノベーション推進センター・特別任用准教授

### 研究協力者

中橋渉：明治大学・先端数理科学インスティテュート・研究推進員

小林豊：東京大学・大学院理学系研究科生物科学専攻・特任研究員

山口今日子：琉球大学・亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構・ポスドク研究員

### 海外協力者

Marcus W. Feldman：米国・スタンフォード大学・教授

Laurent Lehmann：スイス・Lausanne 大学・准教授

# 文化進化速度と交替劇

青木健一

東京大学大学院理学系研究科

## 1. はじめに

約4万数千年～約3万年前のユーラシアにおいて、旧人ネアンデルタールと新人ホモ・サピエンスの間で交替劇が演じられた。多少の混血が伴ったようだが、前者が絶滅し、後者が置き換わったことに違いない。また、混血が事実ならば、両者の間に接触があり、種間競争を伴った交替劇であったことが示唆される。ならば、旧人も新人も高等な人類なので、両者の間の文化的な違いが、交替劇に強く関与したと考えるのが自然であろう。

そこで、新学術領域研究「交替劇」では、次に述べる「学習仮説」を作業仮説として、旧人と新人の交替劇の原因究明に努めている。学習仮説は3つの提案から構成される：(1) 旧人と新人の間に学習戦略の生得的な違いが存在した、(2) 学習戦略の違いは、文化の進化速度や蓄積性の差異など、より高次の差異を両者の間にもたらした、(3) これらの差異が、旧人の絶滅と新人による置換の主な原因である。

この学習仮説の根幹をなすのが、旧人と新人の間に文化的な違いが存在したとする経験的な知見である。最近まで、装身具（例えば、貝殻製のビーズ）、顔料使用、骨角器などを創出する能力は、新人のみに備わっていたと考えられていた。ところが、穿孔された貝殻が（新人進出以前の）スペインの中期旧石器遺跡から出土し（Zilhão et al. 2010）、シャテルペロニアン（新人進出以前の）の制作者がネアンデルタールであったことが明らかになる（Hublin et al. 2012）に至って、旧人が文化の中身において新人に劣っていたとは一概に言えなくなった。その一方で、旧石器文化が急速に進化・発展したのは、アフリカ中期石器時代およびヨーロッパ後期旧石器時代であり（Kuhn 2012）、いずれも新人がその担い手であったことが確認されている。

学習仮説は、旧人と新人の間に学習戦略の生得的な違いが存在したと提案する。しかし、この学習戦略の違いは、認知能力の定性的な違い（Mithen 1996）に基づいていたとは限らない。旧人と新人は近縁種なので、むしろ定量的な違いを仮定する方が妥当であろう。具体的には、旧人に比べて新人のイノベーション能力が平均的に高かったと考える。正常な現代人のイノベーション能力に個体差が観察されるが

（Takahashi et al. 2013）、その1～2標準偏差相当の違いが旧人と新人の間に平均として存在していたとしても、大きな意味がある（下記参照）。

文化の進化速度が高いほど、既存の文化要素の改良型や全く新しい文化要素が、早く蓄積することが期待される。新しい環境に遭遇したときや、同じ資源を巡って競争する相手に出会ったとき、高い文化進化速度が有利に働くであろうことは容易に想像できる。では、文化の進化速度はどういう要因によって決定されるのであろうか？近年、理論的研究に基づいて、集団サイズや知己範囲などの人口学的要因の重要性が指摘されている（Shennan 2001; Henrich 2004; Powell et al. 2009）。実際、集団サイズが大きいほど、また知己範囲が広いほど、文化進化が加速される場合がありうる。一方、我々はさらに踏み込んだ理論的研究を行うことにより、人口学的要因よりもイノベーション能力の寄与が大きいことを示してきた（Aoki et al. 2011; Kobayashi & Aoki 2012; Aoki 2013）。

## 2. 文化進化速度を理論的に定義する

実証的な研究では、多数の文化要素（例えば、石器の諸寸法、カヌーの諸デザイン特性）の変異や有無を比較検討することによって、文化進化速度が定量的に推定されている（Lycett & Gowlett 2008; Rogers & Ehrlich 2008）。文化進化速度の理論的な定義は、実証的な研究で用いられる算出方法に即した定義でなければならない。

そこで、我々は以前に次の公式を提案した（Aoki et al. 2011）：

$$R = Nu\pi_1 \quad (1)$$

ここに、 $N$  は集団サイズ、 $u$  は時間（例えば、世代）当たり構成員当たりのイノベーション率、 $\pi_1$  は構成員 1 人によって創出されたイノベーションが集団全体に伝播する確率（固定確率）である。つまり、時間当たり、集団全体で総数  $Nu$  の異なるイノベーションが創出されるが、集団全体でいずれ共有されるイノベーションはその中の割合  $\pi_1$  だけなので、文化進化速度は  $Nu$  と  $\pi_1$  の積として与えられる。

上記において、イノベーションは既存の文化要素の変異型である場合と、全く新しい文化要素である場合が想定できる。それぞれの文化要素について、その有無を含めて、同時に存在しうる変異型は 2 つまでとする。また、イノベーション率は人口学的要因に左右されない定数である。一方、固定確率  $\pi_1$  は文化要素の伝達様式（下記参照）、集団サイズ、知己範囲などに依存する。文化進化速度のこの定義は、Kimura (1969, 1983) の分子進化理論から転用したものである。

### 3. ランダム斜行伝達および直接バイアス伝達

伝達様式とは、誰から社会学習するかである。すなわち、文化要素を他者から習得しようとする者（学習者）が、模倣する相手（模範者）を選択する基準によって定義される。「ランダム斜行」と呼ばれる伝達様式では、学習者が1人の年長者を無作為に選んでこれを模倣する。そして、その模範者が有する文化要素の変異型を習得することになる。この場合、イノベーションの固定確率は  $\pi_1 = 1/N$  であり、これを (1) 式に代入して文化進化速度を求めると、 $R = u$  を得る。つまり、文化進化速度は、イノベーション率のみに依存し、集団サイズや知己範囲は全く寄与しない。

集団サイズと知己範囲の効果が重要となるのは、「直接バイアス」が働く場合である。直接バイアスとは、構成員に共通する好みが存在し、学習者はこの好みの変異型を有する者を探し出し、これを模範者とする伝達様式である。

直接バイアスの具体的な数理モデルとして、我々は次の簡単なモデルを提案した (Aoki et al. 2011; Aoki 2013)。まず、好みのあり方であるが、イノベーションが既存の変異型または文化要素の欠如に比べて好まれる——新しがり屋の性向が備わっている——と仮定する。学習者は、集団から無作為に選ばれた  $K$  人の知己範囲の中に、好みの変異型を有する者が1人でもいる場合は、これを模範者とする。しかし、1人もいない場合は、仕方なく好みでない変異型を習得する。このモデルから予測される文化進化速度を図1に示す。集団サイズ  $N$  または知己範囲  $K$  が大きいほど、文化進化速度が高いことが読み取れる。

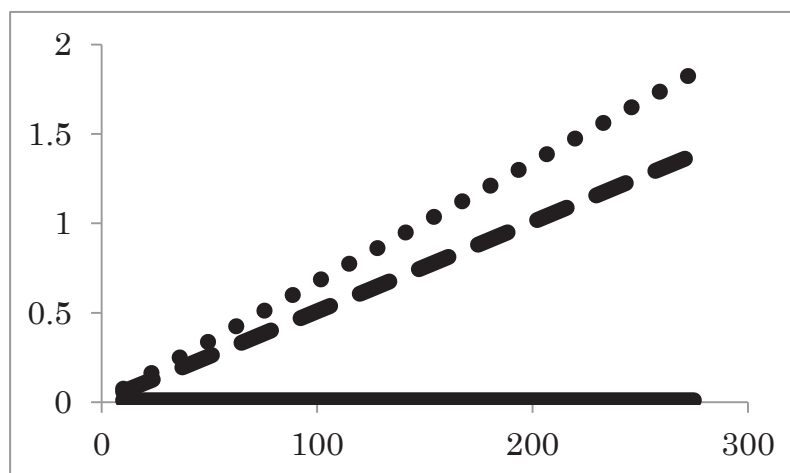


図1. 縦軸が文化進化速度  $R$ ，横軸が集団サイズ  $N$ 。右肩上がりの2本の破線は、直接バイアスの効果を表し、下が知己範囲  $K=2$ ，上が  $K=3$  の場合。比較のための平らな実線は、ランダム斜行の場合。イノベーション率を  $u = 0.01$  として作図。



直接バイアスとランダム斜行伝達の比較検討から分かるように、文化進化速度は集団サイズや知己範囲に依存する場合とそうでない場合がある。従って、アフリカ中期石器時代やヨーロッパ後期旧石器時代に見られた文化進化の加速を、人口増大などの人口学的要因で説明しようとするには、注意を要する。一方、いずれの伝達様式でも、イノベーション率が高いほど、文化進化速度が高くなる。

#### 4. 一対多教示伝達の拡張モデル

次に、集団サイズが大きいほど、文化進化が（僅かではあるが）減速する伝達様式を紹介しよう。まず、集団の構成員は、何らかの才能を有する教示者と、そうでない非教示者に分類できるものとする。「一対多教示伝達」と呼ばれる伝達様式では、模範者は必ず教示者であり、非教示者が模範者に選ばれることはない。ただし、直接バイアスの場合と異なり、文化要素のいずれの変異型を有していても、等しく教示者になれる。以下、教示者はイノベーション能力の高い者であるとする。この仮定は、現生の狩猟採集民を対象としたイノベーションと伝達様式の最新の調査結果によって支持される（Hewlett 2013）。

次のような一対多教示伝達の数理モデルを考える。教示者の数が  $K$  人、非教示者の数が  $N - K$  人である。学習者は、 $K$  人の教示者から無作為に選んだ 1 人を模範者とする。このモデルは、教示者が 1 人しかいない Aoki et al. (2011) のモデルを、教示者が  $K$  人の場合に拡張したものである（Lehmann & Aoki 準備中）。さらに、教示者と非教示者のイノベーション率を、それぞれ  $u_t$  と  $u_{nt}$  とする（下付きは、それぞれ teacher と non-teacher の意味）。仮定により、 $u_t > u_{nt}$  である。複数の社会的役割（ここでは、教示者と非教示者）が存在する場合に (1) 式を一般化することにより、予測される文化進化速度は

$$R = [(N + 1)u_t + (N - K)u_{nt}]/(2N - K + 1) \quad (2)$$

となる（Lehmann & Aoki 準備中）。

さて、(2) 式を集団サイズ  $N$ 、または知己範囲  $K$  で微分することにより、それぞれの効果を調べることができる。結果、集団サイズ  $N$  が増加するほど、文化進化速度  $R$  が（僅かながら）減少することが分かる。このことを、図 2 に示す。一方、知己範囲  $K$  の拡大は、文化進化を加速させる。

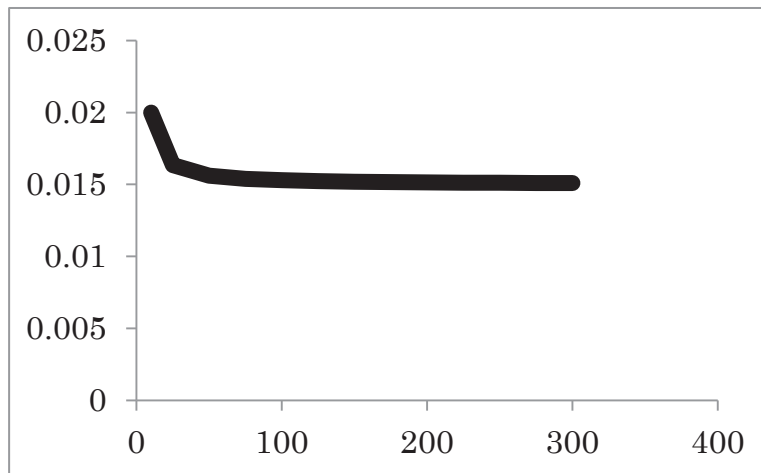


図2．縦軸が文化進化速度  $R$ ，横軸が集団サイズ  $N$ ．右肩下がりの実線は，一対多教示伝達の効果を表す．教示者数  $K = 10$ ，イノベーション率は教示者の場合が  $u_t = 0.02$ ，非教示者の場合が  $u_{nt} = 0.01$  として作図．

## 5. 結語

最近、旧人と新人の間で文化の到達度に違いがないとする実証的な研究が増えている (d’Errico & Stringer 2011; Zilhão 2013)。これは旧人と新人の間で認知能力の生得的な違いが存在しなかったとする主張に結びついている。また、アフリカ中期石器時代やヨーロッパ後期旧石器時代で、文化進化の加速が見られたのは、新人の優れたイノベーション能力によるものではなく、人口の（一時的な）増加が原因であると説明されている (Kuhn 2012)。

本報告では、文化進化速度の決定要因に人口学的要因が含まれるものの、伝達様式によってはその効果がない、または逆方向に働くことを理論的に示した。つまり、伝達様式の同定が急務であり、議論を左右することになる。Hewlett (2013) によれば、青春期の狩猟採集民はイノベーション能力の高い成人を模範者としている。しかし、これは次から次へとイノベーションを創出する抽象的な能力に惹かれてのことなのか、それとも何か1つの具体的なイノベーションに魅せられてのことなのか？前者ならば一対多教示伝達、後者ならば新しがり屋的な直接バイアスが当てはまる。

## 引用文献

Aoki K (2013) Determinants of cultural evolutionary rates. In: Akazawa T, et al. (eds.) Proceedings of the International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning, in press. Springer.

- Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology* 79, 192-202.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Hewlett B (2013) “*Ekeloko*”: the spirit to create. Innovation and social learning among Aka adolescents of the central African rainforest. In: Akazawa T, et al. (eds.) *Proceedings of the International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning*, in press. Springer.
- Hublin J.-J., et al. (2012) Radiocarbon dates from the Grotte du Renne and Saint-Césaire support a Neandertal origin for the Châtelperronian. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109, 18743-18748.
- Kimura M (1969) The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutations. *Genetics* 61, 893-903.
- Kimura M (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Kuhn SL (2012) Emergent patterns of creativity and innovation in early technologies. In: Elias S (ed.) *Origins of Human Innovation and Creativity*, Chapter 6 (pp. 69-87). Elsevier.
- Lycett SJ, & Gowlett AJ (2008) On questions surrounding the Acheulean tradition. *World Archaeology* 40, 295-315.
- Mithen S (1996) *The Prehistory of the Mind*. Thames and Hudson.
- Powell A, Shennan S, & Thomas MG (2009) Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Rogers DS, & Ehrlich PR (2008) Natural selection and cultural rates of change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 3416-3420.
- Shennan S (2001) Demography and cultural innovation: a model and its implications for the emergence of modern human culture. *Cambridge Archaeological Journal* 11, 5-16.
- Takahashi N, Hatano A, Inaba M, Onoda R, & Simunovic D (2013) Social learning, trial-and-error, and creativity. In: Akazawa T, et al. (eds.) *Proceedings of the International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning*, in press. Springer.
- Zilhão J (2013) Neandertal-modern human contact in western Eurasia: issues of dating, taxonomy, and cultural associations. In: Akazawa T, et al. (eds.) *Proceedings of the International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing*

Evolutionary Models of Learning, in press. Springer.

Zilhão J, et al. (2010) Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 1023-1028.

### **Cultural evolutionary rates and the replacement scenario**

Kenichi Aoki

Graduate School of Science, the University of Tokyo

Abstract: The Paleolithic “culture gap” between Neanderthals and modern humans is rapidly closing, with—for example—the discovery that Iberian Neanderthals may have been using marine shells and mineral pigments in a symbolic way before the arrival of modern humans, and by the revised radiocarbon dates of the Châtelperronian which supports a Neanderthal origin for the artifact assemblage. Nevertheless, the instances of rapid cultural change, during the African late Middle Stone Age and European Upper Paleolithic, are firmly associated with modern humans. The recent tendency in attempting to account for these creative explosions is to invoke demographic factors such as population size. I briefly explain theoretical models for the cultural evolutionary rate, which show that population size has an accelerating effect only under certain assumptions on the modes and biases of social learning. In fact, with one-to-many transmission, the cultural evolutionary rate is predicted to decrease as the population size increases. In all cases examined, the innovation rate is at least as potent a determinant of the cultural evolutionary rate as the population size.



# 文化進化の数理モデル：その狙いと今後の展望

若野友一郎

明治大学先端数理科学研究科

## 0. 概要

これまでに多くの数理モデル解析やシミュレーションが、文化進化のダイナミクスを研究するために用いられてきた。その結果、さまざまな進展がみられたが、学術論文で発表される重要な成果のいくつかは、数学を用いて表現されていることも多く、実証研究者と理論研究者との溝となりうる。本稿では、一切数式を用いずに、多くの文化進化のモデルの基礎となった単純モデルの枠組みと結果を解説し、特にそこから、これまでに理論研究者が、どのような動機でどのような目的をもって、数理モデルを研究してきたかを概説する。

## 1. はじめに

数理モデルを用いた文化進化の研究は、1980 年代のいくつかの論文（Feldman & Cavalli-Sforza 1984; Boyd & Richerson 1985; Rogers 1988）を出発点として、近年ますます盛んになりつつある。同時に、考古学、人類学、心理学の分野における実証研究者の間においても、文化進化への関心は高まりつつある。しかしながら、いくつかの重要な理論的成果は、専門知識を必要とする数学的な用語で記述されることも多く、実証研究者と理論研究者との円滑な共同研究を阻害する要因となっている可能性がある。特に重要なのは、理論研究者がどのような動機で、どのような目的をもって数理モデルを研究してきたかを、分野全体で共有することで、今後の理論研究と実証研究との共同作業のあり方を探ることである。そのため本稿では、多くの数理モデルの基礎となっている「単純モデル」を、数式を用いずに解説する。単純化は、数学的な取り扱いのためにもなされるが、それ以上に、研究者が何を明らかにしたいのか、に大きく限定される。人間の文化的学習行動は当然に複雑であって、単純な数式で記述できるものではないのは明らかである。「単純モデル」が、どのような目的でどのように学習行動を単純化したのかを知れば、これまでの理論研究がどのような方向性で行われてきたのかの概要を知ることができる。本稿は、関連諸分野の実証研究者にこれまでの理論研究の方向性を理解して頂き、同時に従来 of 理論研究にはなかった方向性を提示して頂くことで、今後の円滑な共同研究を推進するために著した。

## 2. 単純モデル：個体学習戦略と社会学習戦略

ここでは、主に Feldman et al. (1996) によって提示された数理モデルを解説する。近年の多くの数理モデル研究は、程度の差こそあれ、このモデルの拡張と考えることができる。

人間の学習行動は明らかに極めて複雑であり、それをどのように単純化して切り分けるかは、様々な方法がありうる。理論研究の多くでは、学習過程を個体学習

(individual learning; IL) と社会学習 (social learning; SL) の2つに分けて考える。ここで個体学習とは、社会的な相互作用が一切ない学習過程であり、個人による試行錯誤などがその例である。社会学習とは、社会的な相互作用を含む学習過程であり、模倣や教示などがその例である。

単純モデルでは、個体は上の2種類の学習のうち、いずれかを選択すると仮定する。個体学習戦略を選んだ場合、その個体は個体学習しか行わない。社会学習戦略を選んだ場合、その個体は社会学習しか行わない。また単純モデルでは、世界には正しい行動 (Correct; C) と間違った行動 (Wrong; W) の2種類の行動しか存在しないと仮定する。個体学習者はある一定の確率で正しい行動を獲得し、社会学習者は周囲の個体の行動を模倣しその結果として C か W のどちらかの行動を獲得する。個体学習戦略を選ぶにせよ、社会学習戦略を選ぶにせよ、その目的は、正しい行動を学習する機会を最大化することである。

上のような、ある意味で極端に思える単純化を行ってもなお、いくつかの興味深い問題を考えることができる。そのひとつは、ただ単に他者を模倣するだけの社会学習が、個体学習よりも有利になりえるか、である。もし社会学習者が、ランダムに選んだ誰かの行動を模倣するだけであれば、そのような無反省な学習は、正しい行動を獲得することの助けにならないように一見思える。しかし、もし正しい行動をしている個体の生存率が、そうでない個体の生存率よりも高いならば、結果として集団中の正しい行動をしている個体の割合は、高くなる。だから、ランダムに誰かを選んで模倣することは、ランダムに C と W のどちらかを選択することと同じではない。ランダムに誰かを選んで模倣することは、生き残った個体の中から誰かを選ぶ、という選択をすることになり、結果として正しい行動を獲得する可能性が増えるのである。個体学習と社会学習のどちらか有利かは、集団中においてどの程度の割合が、正しい行動をしているかに依存する。

上のような問題に対し、数理モデルは言葉を用いた論理でなく、数式で答えを与える。ただしそのためには、個体の学習、出生、死亡について、さらに次のような仮定をおく。



1. 子供は親の学習戦略（IL/SL）を模倣するが、行動そのものは親からは遺伝しない
2. 子供は人生において一度だけ、IL か SL を実行する。その結果、C か W のいずれかの行動を獲得する。SL を実行する場合には、親世代の個体からランダムに1個体を選んで、その行動を模倣する。IL を実行する場合には、ある一定の確率（たとえば60%）でCを獲得する。
3. 学習戦略と、その結果獲得した行動に応じて、子供の生存率が決定する。生存率に応じて、一部の子供だけが成人となる。

ここまで仮定することにより、集団中のCの割合のダイナミクスを数式で記述することができるようになり、その結果、IL と SL のどちらが有利かについて、答えを出すことができる。

ある同じ行動が、常に正しい行動である場合、その行動の頻度は増加しつづける。これは一見自明なことに思えるが、その理由を理解するのは重要である。上のモデルでは、行動自体は遺伝しない。正しい行動Cを持った親が生んだ子供が、行動Cを獲得するかどうかは、親との行動とは無関係である。だから、Cが増える理由は、Cがたくさん子供を生むからではない。Cが増える理由は、間違った行動Wを持った子供が死ぬからである（上の3.の部分）。Cの頻度が親世代において70%であったならば、SL戦略を持つ子供はCを確率70%で学習する。しかし、Cを学習した子供のほうが、生き残りやすい。その結果、彼らが大人になったとき、Cの頻度は70%より増加している。行動Cの頻度を増加させるのは、ILではなくSLである。行動Cの頻度が増加する結果、SLがILより有利となり、最終的にはSL-Cの組み合わせだけが生き残っていくことになる。

ある行動が、親世代においてはその時代の環境に適合した正しい行動であったものの、次世代においては環境に適合しない間違った行動である、ということが起こりえる。これを環境変動と呼ぶことにしよう。ILにとっては、環境変動は何の影響もない。なぜなら、試行錯誤は新しい環境で行われるからである。しかしSLにとって、環境変動は重大である。「時代を生き抜いた親世代の個体を選ぶ」ことは、必ずしも自分にとって正しい行動を選ぶことの指標とはならないからである。よって環境変動がたまに起きるような状況では、ILとSLのどちらが有利かという問題は、さらに興味深い問題となる。この問題に答えを与えることが、単純モデルが作られた主たる目的であった。

数理解析の結果として、まず環境変動が存在する場合には、ILとSLが共存する状態が永遠に続くことが知られている。すなわち、集団中の一部の個体がIL、残りの個体がSLを行っている状態である。環境変動が毎世代起きるのでない限り、親世代の個体から学ぶことは、ランダムに行動を選ぶよりは有利である。親世代から学ぶこと



の有利さと、ある一定の確率で正しい行動を学べる有利さとが、ちょうどバランスする状態が存在し、その状態が最終的な平衡状態となる。

数理解析が導いた別の興味深い結果は、上のような IL と SL の共存状態が実現したとき、集団全体としてのパフォーマンス（正しい行動をしている個体の割合）は、すべての個体が個体学習しているときのパフォーマンスと等しい、というものである。すなわち、各個体に個体学習という学習手段に加えて、社会学習という新しい選択肢が与えられたにもかかわらず、そのことは集団全体としてのパフォーマンスになんら寄与しないということを意味する。この結果は *Rogers' paradox* と呼ばれている。パラドックスとは呼ばれるものの、このことは数学を用いなくても、直感的に理解できる。もし親世代から学ぶことの（すなわち SL の）有利さが、IL の有利さを上回るならば、結果として SL 戦略は増加し、IL 戦略は減少する。これは集団において、今正しい行動は何かという、他者からの情報に依存しない一次情報を与えてくれる者（すなわち IL）が減るということである。その結果、人々の行動はランダムに C か W を選ぶ行動により近くなる。すると、親世代から学ぶことの有利さが減少し、その結果 IL 戦略が有利となる。このように考えると、親世代から学ぶことの有利さと、IL の有利さが一致する状態は、安定的であって、必ず最後はそこに行き着くことが理解できる。

### 3. 単純モデルからの発展

単純モデルは興味深い問題とその答えを提示するが、一方で人間の学習行動のモデルとして極端な単純化を行っていることも事実である。これまでに、非常に多くの理論研究によって、さまざまな発展がなされてきた。

人間は単なる無反省な模倣以上の社会学習を行っている。我々は誰から学ぶべきかを考えて学ぶ。我々はより成功している者から学び（*payoff-biased transmission*）、より社会的影響力の強い者から学び（*prestige-biased transmission*）、多数派の意見をより積極的に取り入れたりする（*conformism*）。これらの、様々な種類の社会学習は、多くの理論研究によって取り扱われている（e.g., Henrich & Boyd 1998; Wakano & Aoki 2007; Nakahashi et al. 2012）。また、空間構造や社会構造が学習や文化に与える影響についても、数理モデルによって研究されている（e.g., Lehmann et al. 2010; Rendell 2010; Wakano et al. 2011; Kobayashi & Wakano 2012）。

他にも単純モデルからの発展研究は無数に存在し、すべてをここで網羅することは到底不可能であるが、特に近年において盛んに研究されているのは、蓄積的な文化進化である。人間社会における文化伝達では、まず社会学習によって行動や知識を獲得し、それに試行錯誤を加えてより優れたもの（あるいは新しい環境に適合したもの）へと改良し、その改良が次世代へと伝えられていく。これにより、一世代では到底な

しえないような技術の発展などが可能になったと考えられる。単純モデルでは、「社会学習したものを個体学習で改良する」といったプロセスが不可能であるため、蓄積的な文化進化を表現できない。この蓄積的な文化進化の有無、あるいはその効率の大きな違いが、ネアンデルタール（あるいはその時代のヒト属）の遅々とした石器文化の進化と、サピエンス（あるいはより新しい時代のヒト属）の急速な石器文化の進化の違いの原因である可能性がある。蓄積的な文化進化をモデルで表現するためには、学習戦略の生活史（life history strategy）を研究する必要がある。このような理論研究としては、Enquist et al. (2007)、Borenstein et al. (2008)、Aoki (2010)、Aoki et al. (2012) などがある。

#### 4. おわりに

本稿では、単純モデルにおける環境変動下における個体学習と社会学習の共存、それにとともなう Rogers' Paradox について解説した。これらは、ほとんどの文化進化の理論研究者が共通に関心を持つ、いわばこの業界の標準的研究テーマとなっている。今後の理論研究の方向性を考えるとき、上で述べたような単純モデルの発展を続けることも重要であるが、一方で新学術領域研究「ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：学習能力の進化に基づく実証的研究」のような学際的研究プロジェクトでは、最新の实証研究から得られる知見を、理論研究にフィードバックし、また最新の理論研究の成果を実証研究にフィードバックすることが求められている。しかし異分野間の研究交流、とくに理系－文系間の研究交流は現実問題として極めて困難である。そのために、ここでは努めて数式を排除し、なおかつメカニズムが理解できる概説を著した。本稿が、文化進化の理論研究者の世界を紹介し、同時に実証研究者が理論研究に対して、このような視点が抜けている、という指摘を頂き、そこから共同研究が生まれる契機となれば幸いである。

#### 参考文献

- Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.
- Aoki K, & Nakahashi N (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. *Theoretical Population Biology* 74, 356-368.
- Aoki K, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology* 81, 300-309.

- Borenstein E, Feldman MW, & Aoki K (2008) Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. *Evolution* 62, 586-602.
- Boyd R, & Richerson PJ (1985) *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press.
- Enquist M, Eriksson K, & Ghirlanda S (2007) Critical social learning: a solution to Roger's paradox of nonadaptive culture. *American Anthropologist* 109, 727-734.
- Feldman MW, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. *Anthropological Science* 104, 209-232.
- Feldman MW, & Cavalli-Sforza LL (1984) Cultural and biological evolutionary processes: gene-culture disequilibrium. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 81, 604-607.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses--the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Henrich J, & Boyd R (1998) The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and Human Behavior* 19, 215-241.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size, and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution* 66, 1624-1635.
- Lehmann L, Feldman MW, & Kaeuffer R (2010) Cumulative cultural dynamics and the coevolution of cultural innovation and transmission: an ESS model for panmictic and structured populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 2356-2369.
- Lehmann L, & Wakano JY (2013) The handaxe and the microscope: individual and social learning in a multidimensional model of adaptation. *Evolution and Human Behavior*, in press.
- Nakahashi W, Wakano JY, & Henrich J (2012) Adaptive social learning strategies in temporally and spatially varying environments. *Human Nature* 23, 386-418.
- Rendell L, Fogarty L, & Laland KN (2010) Rogers' paradox recast and resolved: population structure and the evolution of social learning strategies. *Evolution* 64, 534-548.
- Rogers AR (1988) Does biology constrain culture? *American Anthropologist* 90, 819-831.
- Wakano JY, & Aoki K (2006) A mixed strategy model for the emergence and intensification of social learning in a periodically changing natural environment. *Theoretical Population Biology* 70, 486-497.
- Wakano JY, & Aoki K (2007) Do Social Learning and Conformist Bias Coevolve? Henrich and Boyd Revisited. *Theoretical Population Biology* 72, 504-512.

Wakano JY, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range-expansion. *Theoretical Population Biology* 80, 132-140.

### **A perspective on models of cultural evolution**

Joe Yuichiro Wakano  
Meiji University

Abstract: Many theoretical works using mathematical models or computer simulations have been performed. Although these studies have revealed some important achievements in theoretical aspects of cultural evolution, they are described in mathematics and are not necessarily easily accessible to all empirical researchers. To facilitate more collaboration, here we verbally, without equations, review the simplest type of models of cultural evolution to introduce the common motivations and questions among theoretical researchers in this field. Then we review the assumptions of the simplest type of models in detail. This reviewing process might serve to clarify motivations or interests which have been considered as important by empirical researchers but never modeled by theoretical researchers.



# アフリカにおけるホモ・サピエンスの 進化と拡散について

木村 亮介

琉球大学亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構

## 0. 概要

ホモ・サピエンスがアフリカに起源することは今や疑いようのない事実として語られる。では、ホモ・サピエンスは如何にしてアフリカで生まれ、広まっていったのか。ヨーロッパにおいて、ホモ・サピエンスがネアンデルタールにとってかわった以前に、おそらくアフリカの各地においても、それまでいた人類とホモ・サピエンスとの間に交替劇が繰り広げられたであろう。そして、その間、現代人的行動や文化はどのように発展し、伝達されたのか。ホモ・サピエンスが高度な学習能力をもつに至った過程を知るためには、このような問いに答えていく必要がある。近年のゲノム研究の成果では、解剖学的現代人は 10 万年前からアフリカ内で拡散しはじめ、その後も集団間で複雑に混血してきたと考えられる。さらに、初期の解剖学的現代人における自然選択の痕跡を探索すると、いくつかが神経機能に関与する遺伝子上にあることも示されている。現代人的行動や文化の伝播とともに学習能力に関与する遺伝子変異がどのように広まったのかを知ることが、学習能力進化の謎を解く鍵となるだろう。

## 1. 緒言

解剖学的現生人類（ホモ・サピエンス *Homo sapiens*）の出現は、現在の化石証拠が示すところでは、約 15-20 万年前に遡ると考えられている（White et al. 2003）。これは、ホモ・サピエンス的な解剖学的特徴が現れた時期であり、このとき現生人類がもつ全ての特徴を既に備えていたかどうかはわからない。ホモ・サピエンスは、サピエンス（知恵の意）たる所以である高度な知性をいつ獲得したのであろうか。

勿論、古代人類の知性については化石骨からは判断できないため、考古資料から推測することになる。装飾品や絵画などいわゆる現代的行動の出現については、その見解はまちまちであり、25 万年くらい前から 5 万年くらい前までの間に徐々に現れたとされる漸進説や、7 万年くらい前から急激に現れたとされる飛躍説が唱えられている（Klein 2009; McBrearty & Brooks 2000）。しかしながら、たとえ現代的行動の出現時期についての統一的理解が得られたとしても、ネアンデルタールにみられた行動と



は明らかに違うサピエンスの現代的行動が、果たして遺伝的な違いに起因するものなのかはわからない。また、遺伝的な変化があったとして、そのあとで現代的行動は速やかにもたらされたのか、それとも、タイムラグがあったのかといった疑問は解消されない。このような疑問に答えるためには、やはり、サピエンスの高度な生得的学習能力に関連する遺伝的変異や、その獲得時期についてゲノム解析から推定するより他ない。

現在のゲノム解析の知見により、ネアンデルタールとサピエンスの祖先は、30-40万年前に共通祖先から分岐したと推定されている（Green et al. 2010）。その頃の人類は、ホモ・ハイデルベルゲンシスと呼ばれ、実際のサピエンスの出現はその後のことである。では、アフリカにおけるハイデルベルゲンシスからサピエンスへの交替劇は一体どのように起こったのだろうか。サピエンスに特異的な特徴や能力が如何に進化したかを考える上で、この過程こそがもっとも重要である。というのは、ネアンデルタールとサピエンスの間に生得的な学習能力差が存在していたという学習仮説が正しいとすれば、サピエンスの誕生からアフリカでの交替劇の過程で生じたものであるはずだからである。本報告書では、i) アフリカにおけるサピエンスの拡散についてのゲノム研究の知見と課題について論じた上で、ii) 技術に対する自然選択がゲノムに影響を与える可能性について検討した結果について述べる。

## 2. アフリカにおけるサピエンスの拡散についてのゲノム研究の知見と課題

アフリカにおいてホモ・ハイデルベルゲンシスからサピエンスへと交替する過程において、幾つかの疑問がある。第一の疑問は、サピエンスがアフリカのどこかで誕生したのちアフリカ全土に拡散する過程において、周囲に存在したであろうハイデルベルゲンシス集団と交配せずに置換していったのか、それとも、交配しながら吸収していったのかということである（図 1A）。そして、第二の疑問として重要なのは、学習仮説を仮定した場合、サピエンスとしての高度な学習能力を含む様々な特徴はどの時点で獲得されたのかという問いである。そして、上記二つの疑問にも関連する第三の疑問は、どのような選択圧が働いていたのかというものである。

サピエンスのアフリカでの拡散過程について知るためには、現代人のゲノムを解析することが有効である。しかしながら、アフリカでの拡散において、ホモ・ハイデルベルゲンシスなど他の人類集団を駆逐あるいは吸収していった過程については、現在のところ深く調べられておらず、今後の課題である。現在までのゲノム研究による知見で、南アフリカのコイサン集団とそれ以外の集団がおおよそ 10 万年前に分かれたこと、5 万年前以降に出アフリカやアフリカ内での移動があったこと、北アフリカにはユーラシアからの逆移動があったことなどが知られているが、サピエンスの起源がど



こであったのかは依然として曖昧である (Gronau et al. 2011; Schlebusch et al. 2012)。5 万年前以降に複雑な移動があったことで、アフリカ内の起源地を特定するのが難しい状態、あるいは、そもそも起源地は一カ所に限定されるものではなく、論ずることが意味をなさない状態にあるのかも知れない。

サピエンスが優れた学習能力を含む高度な知性をいつ獲得したかという問題について指摘しておきたいことは、原因となる突然変異はひとつであるとは限らず、その時期もサピエンスの共通祖先で起こったとは限らないという点である (図 1B)。さらに言えば、高度な知性を担う変異は、サピエンスの集団内に固定している必要もない。つまり、集団内の一部に高度な知性をもつ個体が存在すれば、他の人類集団に対し有利となったかもしれないのである。高度な知性の獲得時期に対するゲノム研究からのアプローチは、ゲノムに存在する自然選択の痕跡を探索することであり、どのような遺伝子がどの時期に自然選択を受けてきたかを推定することができる。これまでに、現生人類やネアンデルタールのゲノムデータから、ネアンデルタールと分岐後にサピエンスにおいて精神性に関わる幾つかの遺伝子における変異に自然選択が働いたことが示されている (Green et al., 2010)。また、現代的行動が飛躍的に進歩した時期を 7 万年前以降とするならば、それはサピエンスが幾つかの集団に枝分かれしてからということになる。実際にアフリカの現生人類集団間において、精神的形質に関わる変異の頻度が大きく異なっていることなども報告されており (Schlebusch et al., 2012)、サピエンス内で学習行動に集団差がある可能性も否定できない。しかしながら、実際に学習能力に決定的な影響を与えた変異を特定するためには、今後の動物実験や関連解析の進展を待たねばならない。さらに、現在のところ方法論的な限界もあることから、何らかのブレイクスルーが切望される。

高度な学習能力の進化において、どのような選択圧が働いていたかを正確に言い当てることは簡単なようで難しい。というのは、それは、高度な学習能力を進化させ得た種 (サピエンス) とそうでない種 (ネアンデルタール) との間にどのような違いが存在し、何が進化の引き金になったかを特定することに他ならないのである。そして、高度な学習能力がどのような状況下で進化し得るのかを解き明かすためには、理論による検証が必要であろう。環境変動や空間構造は、学習能力の進化にどのような影響を及ぼしたであろうか。高度な学習能力の進化は、個体レベルの選択圧で説明できるのか、それとも、群レベルの選択圧を考える必要があるのかということも重要となるに違いない。後者である場合には、さらに互惠的利他行動や協力行動を考えることではじめてサピエンスの進化のダイナミズムを理解できることになるだろう。最終的には、理論研究によってもたらされる予測が実際のゲノムデータと合致することを確認する必要がある。

上述したように、アフリカにおけるサピエンスの進化と拡散について検討すべき課

題は山積みである。今後の研究で、ひとつでも多くの問題を解決し、サピエンスが高度な学習能力を獲得するに至った過程についての真相を解き明かしていきたい。

### 3. 技術に対する自然選択がゲノムに影響を与える可能性

#### 3.1 研究の背景

高度な学習能力に強い選択圧が働いていれば、選択的一掃というかたちでその痕跡が残る (図 2A)。通常、自然選択であれば、選択的一掃の影響が及ぶのは選択を受けた遺伝子変異の周辺配列だけであり、ゲノム全体の多様性に影響が及ぶことはない。しかしながら、生き残る個体数が非常に少なくなるような強い自然選択が働く場合には、ボトルネック効果と同様にゲノム全体の多様性に影響が現れる。また、集団間の生殖隔離が同時に存在するような場合においても、ひとつの遺伝子に働いた自然選択がゲノム全体の多様性に影響し得る (図 2B)。それでは、高度な文化としての現代人的行動が開いた時期が、遺伝的に高度な学習能力を獲得した時期とは関係なく訪れたとしたら、ゲノムから何かわかるだろうか。技術革新自体がデモグラフィひいてはゲノム多様性に影響を及ぼす可能性について考えてみよう。

文化や技術がゲノムに影響を与える場合として考えられるのは、文化と遺伝子の共進化が起きているときである。例えば、或る文化のもとでは或る遺伝子型をもった個体が有利となるような場合とか、或る技術の恩恵を或る遺伝子型をもった個体だけが享受できる場合である。また上述のように、集団の個体数が減少するような場合には、それが文化や技術に働く自然選択であっても同様に、ゲノム全体の多様性に影響する。

さらに、特定の社会構造の下では、文化と遺伝子がともに伝達し得る。母方居住社会における mtDNA や父方居住社会における Y 染色体がそうである。もし、常に父から息子あるいは母から娘へと伝わる文化や技術であれば、社会構造にかかわらず、Y 染色体あるいは mtDNA と共伝達するだろう。本研究では、技術が主に父から息子へと伝達されると仮定した上で、革新的技術が Y 染色体の多様性に及ぼす影響について考える。

#### 3.2 方法

集団中で選択的一掃の影響を受ける染色体の割合  $Q$  は、

$$Q = (1 - p_0) \sum_{t=0}^{\infty} \frac{r(1-r)^t}{1 - p_0 + p_0(1+s)^{t+1}} \quad (1) \text{ (Maynard Smith \& Haigh 1974)}$$

あるいは、近似式として

$$Q = \exp\left[-\frac{r}{s} \ln(Nc - 1)\right] \quad (\text{Durrett \& Schweinsberg 2004})$$

で与えられる (図 3)。ここで、 $r$  は組換え率、 $s$  は選択係数、 $Nc$  は集団中の染色体数、 $p_0$  は自然選択を受けたアレルの初期頻度 (すなわち  $1/Nc$ ) ある。

本研究では、ソフトウェア msms を用いて、コアレセント理論に基づいたコンピュータシミュレーションを行った。msms では遺伝子座間の組換えを導入することができるが、ここでは組換えを Y 染色体と技術との組換え、すなわち前世代の親以外の個体から技術を学ぶこと (技術の転換) として扱うこととする。シミュレーションモデルの概要を図 4A に示す。シミュレーションで用いたパラメータは、集団中の男性 (Y 染色体) の数  $Nm$  (=4500 人)、技術転換率  $r$  (=0, 0.01, 0.1, 0.5)、選択係数  $s$  (=0.01, 0.1, 1, 10) および技術の固定年代  $T$  (40000, 50000, 60000, 70000, 80000 年前) である。ここでは 25 年/世代とした。ゲノムの多様性は塩基多様度  $\pi$  で評価した。それぞれのシミュレーションの結果は、中立 ( $s = 0$ ) であるときの  $\pi$  を 1 としたときの相対的な  $\pi$  の値として表した。

### 3.3 結果

$S$  および  $r$  を変動させたときの自然選択の影響は、式 (1) を用いて、図 4B のように算出することができる。技術転換がない ( $r = 0$ ) 場合、技術の固定後、集団中の Y 染色体は完全に選択的一掃を受けることになり、 $r$  が高まるにしたがって、 $Q$  は減少する。また、 $s$  が上昇するにつれて、 $Q$  は増加する。

コアレセントシミュレーションの結果、相対的  $\pi$  の値は図 4C のようになった。 $r$  が 0.01 程度と非常に低く、且つ  $s$  が 0.1-1 と高い場合、相対的  $\pi$  の値は 0.5 くらいまで下がるのが分かる。

### 3.4 考察

現生人類全体において、mtDNA や核 DNA と比較して、Y 染色体の多様性は低いことが報告されている。その理由として、1) 遺伝子系図の確率過程性による、2) 男性の繁殖成功率のばらつきによる、3) 男性の移動性による、4) Y 染色体に働いた自然選択による、といった幾つかの仮説が考えられる (Jobling & Tyler-Smith 2003; Thomson et al. 2000; Wilder et al. 2004)。そして、本研究の結果、父親 (あるいは父方親族) から息子への技術伝達の下では、Y 染色体に直接自然選択が働かなくとも、技術に働いた自然選択で Y 染色体の多様性が減少することが示された。つまり、男系技術に働いた選択を、Y 染色体の塩基多様性が常染色体から期待されるものよりも小さいことを説明する仮説のひとつとして加えることができる。しかしながら、Y 染色

体の多様性が減少している真の理由を特定することは、現時点では難しい。

男系技術に働いた選択があったことを示すためには、さらなる傍証が必要となるだろう。例えば、約5万年前のサピエンスは強固な男方居住社会であったかどうか。また、そのころ技術の伝達は誰から誰へと伝達されたか。これについては、現生の狩猟採集民の社会が参考になるかもしれない。また、大幅に適応度を上昇させる発明があったとすれば、どのようなものであっただろうか。今後、考古学の知見なども総動員しながら、これらの問いに答えていく必要がある。

最近、現生人類において非常に古く（20万年以上前）に分岐したY染色体の系統がアフリカ系集団からみつかった（Mendez et al., 2013）。このようなY染色体の系統は、サピエンスのアフリカでの拡散過程に有益な情報をもたらすと考えられる。今後、あらゆる可能性の中から、核ゲノム、mtDNA、Y染色体それぞれにおいて観察される多様性を最もよく説明するシナリオを考えていく必要があるだろう。

#### 4. 結語

ヨーロッパにおけるネアンデルタールとサピエンスの交替劇あるいはサピエンスにおける学習能力進化を考える上で、アフリカにおけるサピエンスの拡散過程は非常に重要である。現代人的行動が特定の遺伝子における進化の産物であるのか、それとも、それとも文化の蓄積が花開いた結果であるのか。いずれにせよ、その答えを解き明かすものは、我々現生人類および古代人類のゲノムにおいて他にないだろう。今後の研究で、サピエンスの進化と拡散に関する尤もらしいシナリオを、ゲノムデータに基づいてさらに検証していかねばならない。

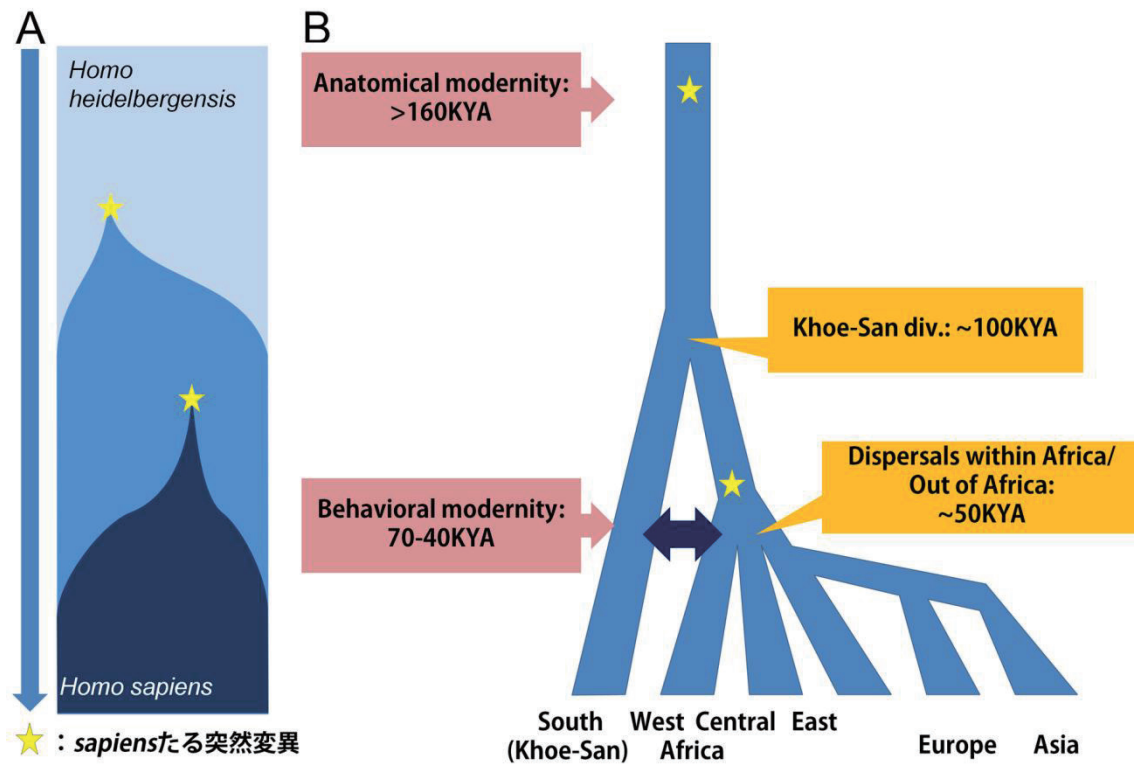


図 1. ホモ・サピエンスの起源. (A) アフリカにおいてホモ・ハイデルベルゲンシスからホモ・サピエンスへと交替する過程で、ホモ・サピエンスたる突然変異がいくつかあり、それが集団中に固定していったと考えられる. このアフリカにおける交替劇で、各地のハイデルベルゲンシス集団はサピエンス集団に置換されたのか、それとも吸収されたのだろうか. (B) サピエンスにおいて 5-10 万年の間に現代的行動の飛躍が観察される. これは、ホモ・サピエンスの集団間の分岐の後である. では、その現代的行動を支える生得的（遺伝的）学習能力の進化はいつ起こったものであろうか.



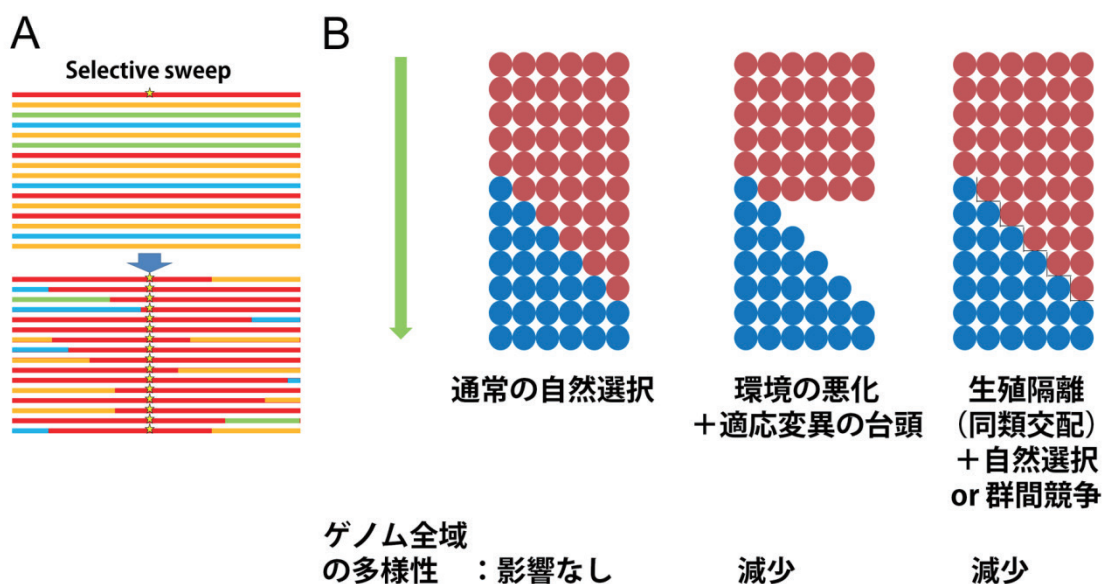


図 2. 自然選択がゲノム多様性に与える影響. (A) 突然変異に正の自然選択が働くと選択的一掃 (selective sweep) として周辺配列にその痕跡が残る. (B) 特定の条件下では, 自然選択がゲノム全域の多様性に影響を及ぼし得る.

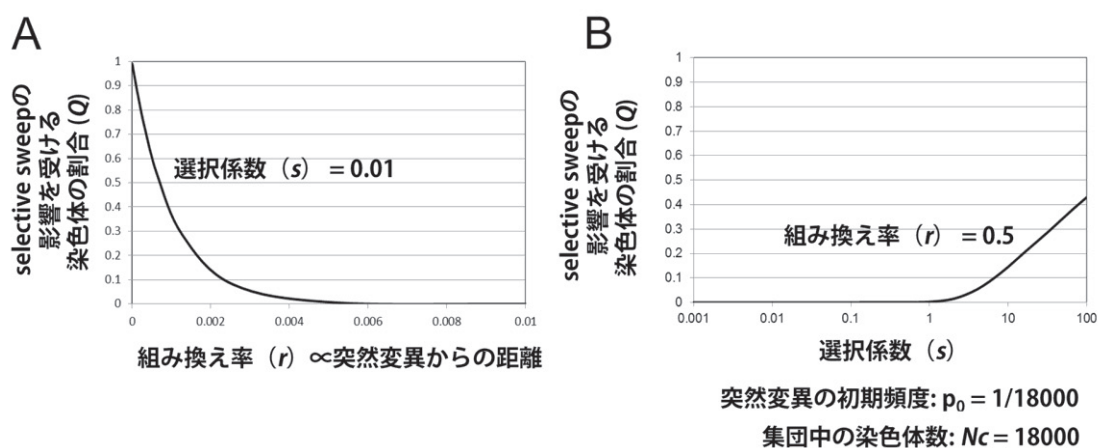


図 3. 選択的一掃 (selective sweep) の強さ. (A) 組換え率との関係. (B) 選択係数との関係.

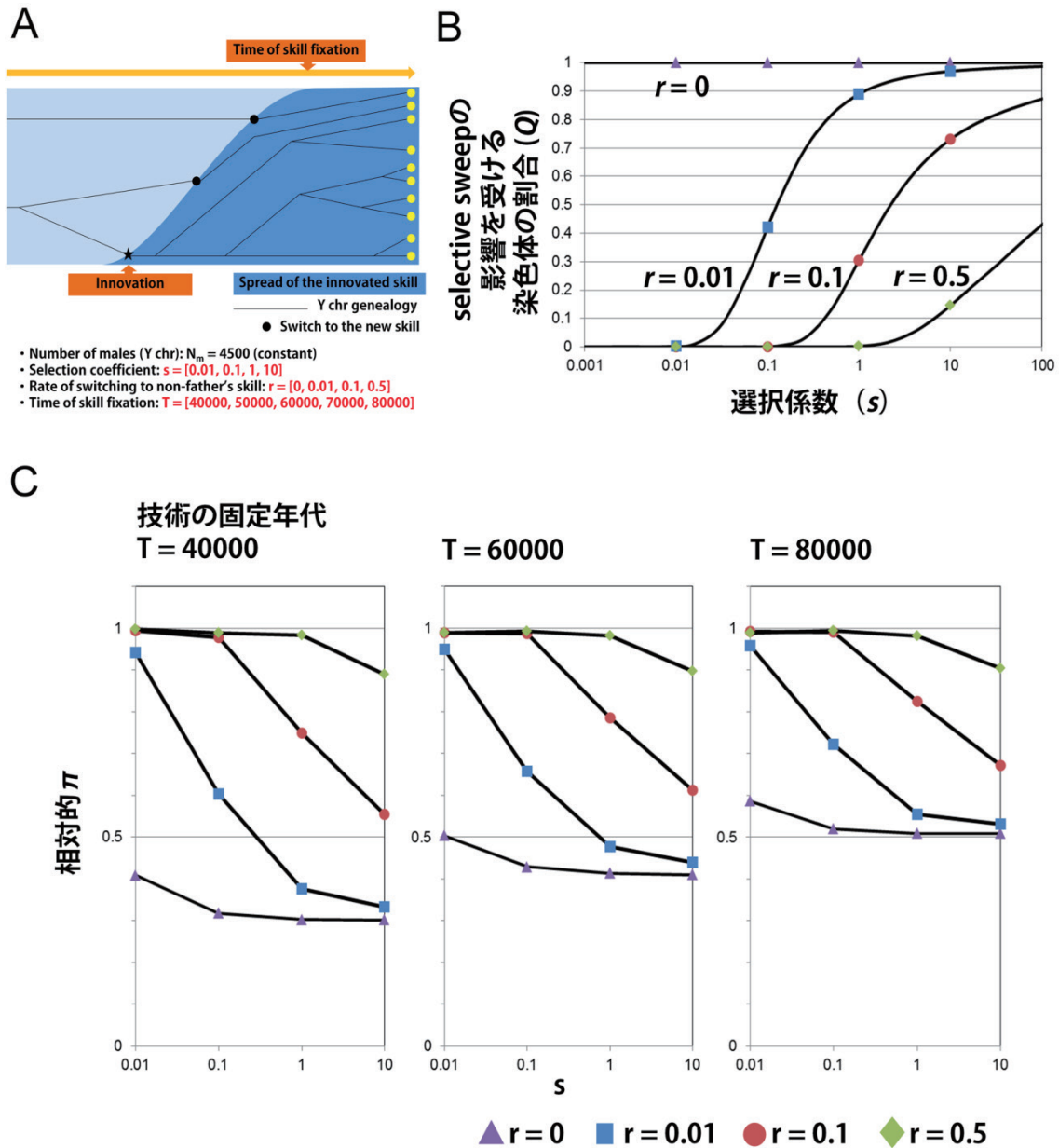


図 4. 父系伝達技術に働く自然選択が Y 染色体の多様性に及ぼす影響. (A) コアレセントシミュレーションのモデル. (B) それぞれのパラメータ条件下における選択的一掃 (selective sweep) の強さ. (C) それぞれのパラメータ条件下における遺伝的多様性 (相対的塩基多様度) の大きさ.



## 引用文献

- Durrett R, & Schweinsberg J (2004) Approximating selective sweeps. *Theoretical Population Biology* 66, 129-138.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH, et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- Gronau I, Hubisz MJ, Gulko B, Danko CG & Siepel A (2011) Bayesian inference of ancient human demography from individual genome sequences. *Nature Genetics* 43, 1031-1034.
- Jobling MA, & Tyler-Smith C (2003) The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nature Review Genetics* 4, 598-612.
- Klein R (2009) *The Human Career: Human Biological and Cultural Origins*, 3rd ed. University of Chicago Press, Chicago.
- Maynard Smith J, & Haigh J (1974) The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetic Research* 23, 23-35.
- McBrearty S, & Brooks AS (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39, 453-563.
- Mendez FL, Krahn T, Schrack B, Krahn AM, Veeramah KR, Woerner AE, Fomine FL, Bradman N, Thomas MG, Karafet TM, et al. (2013) An African American paternal lineage adds an extremely ancient root to the human Y chromosome phylogenetic tree. *American Journal of Human Genetics* 92, 1-6.
- Schlebusch CM, Skoglund P, Sjödin P, Gattepaille LM, Hernandez D, Jay F, Li S, De Jongh M, Singleton A, Blum MG, et al. (2012). Genomic variation in seven Khoe-San groups reveals adaptation and complex African history. *Science* 338, 374-379.
- Thomson R, Pritchard JK, Shen P, Oefner PJ, & Feldman MW (2000) Recent common ancestry of human Y chromosomes: evidence from DNA sequence data. *Proceedings of National Academy of Sciences U S A* 97, 7360-7365.
- White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, & Howell FC (2003) Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423, 742-747.
- Wilder JA, Mobasher Z, & Hammer MF (2004) Genetic evidence for unequal effective population sizes of human females and males. *Molecular Biology and Evolution* 21, 2047-2057.

## **On the evolution and dispersals of *Homo sapiens* in Africa**

Ryosuke Kimura

Transdisciplinary Research Organization for Subtropical and Island Studies,  
University of the Ryukyus

Abstract: It is generally accepted that *Homo sapiens* originated in Africa. Then, how did *Homo sapiens* arise and disperse in Africa? It is probable that *Homo sapiens* replaced and assimilated other hominins in Africa as well as Neanderthals in Eurasia. During this period, how did modern behaviors and cultures develop? It is essential to answer these questions for further understanding of the evolutionary process of learning ability of *Homo sapiens*. Recent genomic studies have revealed that anatomically modern humans started their dispersals within Africa about 100K years ago, and then experienced admixtures between populations. Scans of signatures of positive selection in early modern humans have identified several candidate regions that are associated with neuronal function. It is important to know how these genetic variants, as well as modern behaviors and cultures, were transmitted. This will provide a clue to solve the mystery about the evolution of human learning ability.



# 創造的な人は真似も上手い？

高橋伸幸

北海道大学大学院文学研究科・社会科学実験研究センター

## 1. はじめに

学習とは情報を収集する方法であり、それにより個体は適切な行動を身につけることができる。多くの種が学習能力を備えているが、学習行動はホモ・サピエンスのユニークさの最も特徴的な顕れの一つである。サピエンスは行動の可塑性が極めて高い種であり、人間の行動の多くは生得的に決定されているわけではなく、世界に生まれ落ちてから身につけるものである。もう一つの重要な特徴は、サピエンスはおそらく累積的文化を持つ唯一の種であるということである。ある個人により発見された新しい知識は、それが有用であれば他の個人へと伝達される。このプロセスにより新しい知識が失われることが防がれ、文化の累積が可能となるのである。これらの二つの特徴は明らかに、サピエンスの学習行動は極めて特異的であることを示している。この事実を説明するために、これまでに様々な研究が行われてきた。

学習についてのこれまでの研究のほとんどは、学習は個人学習と社会学習に二分されると想定してきた。これらの間の最も重要な違いは情報の出所が自分自身か他者かという点である。自分自身の行動から学習することが個人学習と呼ばれ、他者の行動から学習することが社会学習と呼ばれる。通常、個人学習の方がより基礎的な能力であると考えられている。なぜなら、ゾウリムシのような極めて限られた認知能力しか持たない種でさえ個人学習能力を備えているからである。これに対し、社会学習は洗練された認知的精神的能力を必要とするので、より発展した能力とされている。

先行研究で明らかにされた重要な点の一つは、個人学習と社会学習のコストとベネフィットは異なるということである。個人が自分自身で学習するためには、自分の資源を投資しなければならない。しかし、他者はその個人の労働の果実をコストなしで模倣することができる。これがただ乗り問題を引き起こす。各個人にとっては自分でコストを負って個体学習を行うよりも、社会学習に励んだ方が利得が大きいのである。しかし、全員が社会学習を行うと、新たな知識は決して獲得されることはない。よって、多くの先行研究は個人学習と社会学習を情報を得るための二種類的手段であると見なし、どのような条件下で社会学習が適応的となり得るのかを検討してきた (e.g., Borenstein et al. 2008; Kameda & Nakanishi 2002; Wakano et al. 2004)。

それらの中で最も野心的なものの一つが RNMH プロジェクトで採用された作業仮説

である。このプロジェクトでは、なぜホモ・ネアンデルタレンシスが絶滅し、ホモ・サピエンスだけが現在地球上に生息しているのかを説明するために、学習についての理論研究が用いられている。学習仮説と呼ばれる作業仮説によれば、ネアンデルタールとサピエンスの間では用いられる学習戦略が異なっており、その違いは遺伝的に規定されているとされる。考古学的証拠によれば、ネアンデルタールの石器伝統は中期旧石器時代の数万年間事実上ほとんど変化しなかった。ムステリアン文化の間、彼らはルヴァロワ型石核を用いた石器を作り続けた。ルヴァロワ型石核を製作するのは非常に難しく、おそらく年単位でのトレーニングが必要であったと考えられる。従って、ムステリアン文化が継続可能だったのはネアンデルタールの高度な社会学習能力のためであると考えられる。しかし同時に、ネアンデルタールは27万年ほどにわたって新しい石器伝統を生み出さなかった (Diamond, 1991)。これは、彼らの個人学習能力が低かったことを示唆する。これに対し、ホモ・サピエンスの場合は全く異なるストーリーになる。サピエンスを特徴付けるのは累積的でありながら急速に変化する文化である。後期旧石器時代 (5万年前～1万年前) には、様々な石器伝統 (シャテルペロニアン、オーリナシアン、等) が次から次へと現れた。このようなことが可能であったということは、サピエンスの社会学習能力と個体学習 (発明) 能力は両方とも高かったということの意味するはずである。

しかしながら、上記のような概念化が適切かどうかは大いに疑問である。第一に、我々は社会学習 vs. 個体学習という二分法が学習の真の性質を反映していないのではないかと考える。先行研究においては、社会学習は模倣という単一的能力により代表されると通常は考えられているが、個体学習を代表する能力は主に二つある一試行錯誤と創造性である。先行研究では試行錯誤と創造性という用語は入れ替え可能な形で用いられてきたが、我々はこれらは分けて扱うべきであると考え。以上のことから、我々は3種類の学習能力の間の関係を考える必要が出てくるが、実証データで複数の異なる学習能力間の関係を検討した研究はこれまでほとんど見られない。

これらの3つの概念は様々な研究分野において様々な定義をなされているが、ここでは我々の作業定義を述べておこう。まず、模倣は他者の行動を観察することにより新たな行動を獲得することであると定義する。模倣の例としては、工芸、農作業、楽器演奏の学習などが挙げられる。模倣が何を意味するかについては、研究者間でそれなりにはっきりした合意が存在する。ホモ・サピエンス以外の種で模倣能力を持つものが存在することも知られている。

次に、試行錯誤は問題解決、修理、調整、そして新知識獲得の方法であると考え。試行錯誤とは、最初にランダムに行動を決定し、その結果誤りであることがわかったら行動を新しいものに変更して再度行動してみる、というものである。解決指向的、問題特定の、最適化というよりは満足に基づく方法であり、事前知識はほとんど必要

とせず、洞察や理論もほとんど必要としない。通常は最も望ましい選択肢ではなく、他の手段が全て不成功であったり使用不可能であった時の最後の手段なのである。試行錯誤は単純作業であり、時間がかかる。生物学における自然選択による進化、新しい薬を見つけること、コンピュータによる暗号解読などが試行錯誤の例として挙げられる。多くの種（ハト、マウス、ゾウリムシなど）がこの試行錯誤能力を持っていることが既に明らかにされている。この意味では、試行錯誤が何を意味するのかについては比較的明確な合意が得られていると言ってよいだろう。

最後が創造性である。これが最も問題となる能力で、心理学や隣接領域における長い研究の歴史があるにもかかわらず、未だに創造性が何を意味するのかについての統一見解は得られていない。創造性の典型的な例としては、発明、流動性知能、洞察に基づく新しい行動、様々な芸術、馴染みのあるモノに新たな意味を付与すること、そして既存の知識を未知の状況に応用すること、などが挙げられる。従って、創造性という用語がカバーする範囲は極めて広い。進化的な観点からは、創造性の重要性は、それが完全に新しく複雑な行動パターンを非常に素早く獲得することを可能にするところにあると考えられる。また、創造性により獲得された新たな行動パターンは、行為者がそれがなぜ適応的なのかを理解するため、他の状況にも一般化可能である。以上のことから、我々は創造性の作業定義を、観察された物事が厳密にそれらであると見なすよりは何か別のものであると想像し直す能力、あるいは別な文脈へと変換する能力である、とする。

以上の作業定義に基づき、本研究ではこれら 3 種類の人間の学習能力の間の関係を初めて探ることを試みた。特定の学習能力に焦点を絞った実証研究や、ホモ・サピエンス以外の種における 2 種類の学習能力—個体学習と社会学習—の間の関係を扱った実証研究は存在する（e.g., Bouchard et al. 2007; Giraldeau & Caraco 2000; Reader & Laland 2002）。しかし、サピエンスにおいて 3 種類以上の能力の間の関係を検討した実証研究は存在しない。よって、本研究は人間において 3 種類の学習能力の間の関係を探る最初の試みとなる。

本研究の主目的は 3 種類の学習能力間の関係の探索的な検討であるが、理論的背景に基づいていくつかの異なるパターンの結果を予想することは可能である。第一に、試行錯誤と創造性の間の関係については、数理モデル研究の多くでは両者とも個体学習と考えられてきたため、これら二つは正の関係にあると予想可能である。これらの数理モデル研究においては、人々が自分自身の経験から学ぶ限り、試行錯誤と創造性との違いは意味がない。しかし、常識的にはこれら 2 種類の能力はとても異なるはずである。試行錯誤は創造性のない人々のとる最後の手段であると言われる。また、コンピュータは試行錯誤により問題を解くための最良の道具であるが、我々は誰もコンピュータに創造性があるとは言わない。これらの直感に基づけば、試行錯誤と創造性との間には関係がないか負の関係があることが期待される。



第二に、模倣と 2 種類の個体学習（試行錯誤と創造性）の間の関係については、多くの理論研究が主張するように、もし社会学習と個体学習の間にトレードオフ関係があるならば、個体学習能力は両方とも模倣能力と負の関係にあると期待できる。しかし、全く逆の予想も可能である。Aoki（2010）は、ある種の変動環境下では社会学習と個体学習の組み合わせが最も適応的であることを示している。よって、個体学習能力が両方とも模倣能力と正の関係にあると予想することも可能である。

以上、学習能力間の関係については様々な可能性が考えられるため、実際にどうなっているのかを明らかにするため、本研究では実験室実験を複数回行った。プロトタイプとしての 2011 年度の第一実験においては、創造性と模倣の間には正の関係が見られたが、試行錯誤と模倣の間には関係は見られず、試行錯誤と創造性の間には関係がないか、あったとしても非常に弱い負の関係があることが示唆された。模倣と負の関係のある能力はなかったため、個体学習と社会学習はトレードオフ関係にはないことが示されたと言えるだろう。

しかし、第一実験には様々な問題が残されていた。まず、課題を解くことができたかどうかという指標と解くまでにかかった時間という指標の 2 種類があったのだが、後者は課題を解くことができた参加者のみにとって意味のある指標であるため、オブザーベーション数が少なくなってしまった。また、自由記述による回答を後から評価して正解かどうかを決定したが、より客観的な指標の方が望ましい。更に、各学習能力、特に創造性を測定する課題の数を増やす必要がある。これらの問題点をできるだけ解消することを目的とし、2012 年度には第 2 実験を行った。

## 2. 方法

実験は、北海道大学社会科学実験研究センターの集団実験室で行われた。実験参加者は北海道大学の学部 1 年生で、実験参加者プールの登録者の中からランダムに選ばれた 60 名である。各セッションには 1～5 人の参加者が同時に参加したが、基本的に本実験は個人実験であり、参加者はお互いに他の参加者の行動を知ることはできないようになっていた。

参加者は、実験室に到着後、実験参加同意書に署名し、その後実験の説明を受けた。第 1 実験と同様、第 2 実験でも参加者は試行錯誤、創造性、模倣能力を測定するための様々な課題に連続して取り組んだ。第 1 実験で測定されていた記憶能力は実際には学習能力とは関係が見られなかったため第 2 実験では測定しなかった。その代わり、空間知覚能力が模倣能力に関係する可能性を考慮し、第 2 実験では空間知覚能力を測定した。参加者は最後に質問紙に回答して、報酬 1000 円を受け取り、実験室から退出した。1 セッションの所要時間は約 150 分であった。

### ＜試行錯誤＞

オリジナルの課題として「コイン課題」を開発した。この課題では、参加者のコンピュータの画面に○、△、☆の3つのボタンが表示された（Figure 1）。参加者がこれらのボタンをあるパターンでクリックすると画面上で当たりが出てコインが表示された。参加者に与えられた課題はコインをもらうためのクリックするパターンの正解を見つけ出すことであった。これは心理学における学習理論で有名なスキナー箱を概念的に模したものである。ただし、実際に金銭的報酬を受け取ることができるわけではない。時間制限は7分間であり、参加者は正解だと思う回答を記述した。これらの自由記述の内容により正解かどうか判断され、それとは別にコインを何枚コンピュータ上で獲得したのかも変数として記録した。このコイン課題は二問あり、正解はそれぞれ異なるものであった。

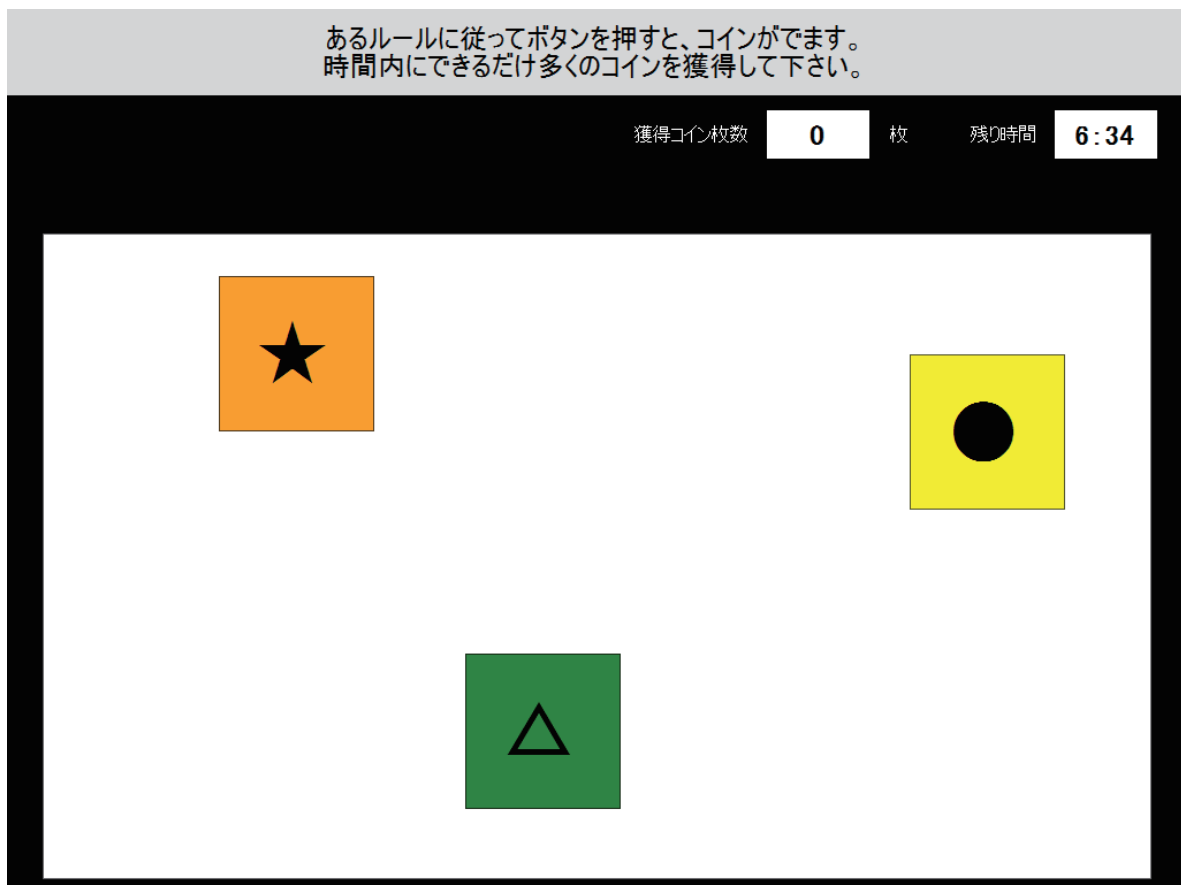


Figure 1. コイン課題の画面例.

### ＜創造性＞

第2実験では、創造性測定のための課題の数を増やした。まず、参加者は Cattell CFIT Scale 3 Form A に取り組んだ。これは流動性知能を測定するために開発された知能テストの一つである。Cattell (1971) は、知能を結晶性知能と流動性知能に分類した。結晶性知能は技術、知識、経験などを指し、生涯にわたる知的達成の程度を反映するものであるとされる。例えば、語彙、一般的な知識の深さと広さ、言葉や数字を用いて因果関係を説明することなどがこれに当たる。よって、これは教育や文化の産物である。これに対し流動性知能は、身につけた知識とは独立に、新奇場面で論理的に考えて問題を解決する能力を指す。よって、流動性知能は我々が創造性と呼ぶものに最も近い。CFIT は流動性知能を測定する IQ テストの中で最もよく用いられる非言語的な選択式 IQ テストである。

この他、実演する課題を二つ、紙とペンを用いる課題二つを行った。実演課題の一つは Dunker (1945) に基づいて作成した「ロウソク課題」であり、これは第1実験で用いたものと同様である。もう一つは「リング課題」である (McCaffrey, 2012) これは元々は McCaffrey (2012) により開発された課題であり、紙とペンを用いる課題であった。我々はこれを実演課題として用いた。参加者は2本のリング、マッチ箱、ロウソクを渡され、リングをしっかりと固定し、持ち上げても離れないようにするようにと教示された

(Figure 2a, 2b)。時間制限は10分であった。この課題の正解は、ロウソクを折って芯を出し、それでリングを結びつけるというものである。ロウソクを通常とは異なる使い方で用いるのがこの課題を解く鍵である。参加者が解くことができたかどうか、またできたとしたなら何秒かかったかを測定した。

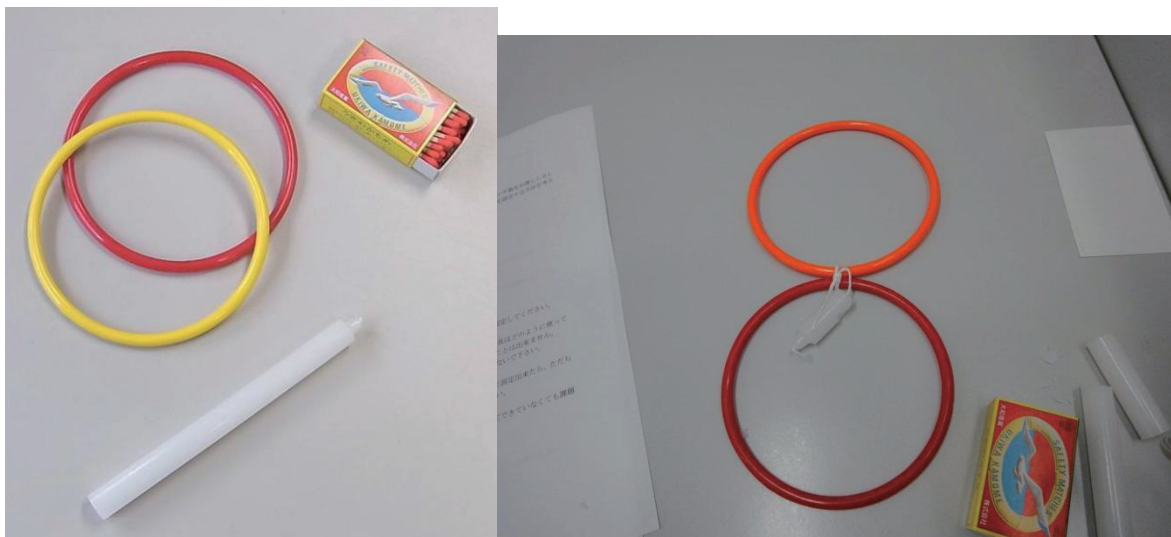


Figure 2. リング課題：参加者に渡されたもの (a) と正解例 (b).

二つの紙とペンによる課題も McCaffrey (2012) で用いられたものを使用した。1 つ目は「トラック課題」である。参加者はトラックが陸橋の下で動けなくなったというシナリオを読んだ。陸橋の高さがトラックの高さとほぼ同じで、上の部分が引っかかってしまい、前進も後退もできなくなったのである。この状況で、トラックも陸橋も傷つけずに脱出するにはどうしたらよいかを参加者は考えた。時間制限は 4 分であった。正解例は、タイヤの空気を抜いて車高を下げる、あるいは荷物を更に積んで車高を下げるというものであった。参加者が考えた答は自由記述データとして収集し、その後 6 人の学部生がそれらを評価した。その平均値をトラック課題の成績として用いることとした。また、課題を終了するまでにかかった時間も計測した。

もう一つの紙とペンによる課題は「電球課題」である。参加者は 1 つの部屋の中にある 3 つの電球についてのシナリオを読んだ。部屋の外には 3 つのスイッチがあり、全てオフになっている。参加者は自分が部屋の外にいるという想定で、どのスイッチがどの電球のものかを特定するというのが課題であった。部屋の外からは中の様子は見えず、ドアを開けるのは一度限りで、一旦開けたらスイッチをいじることはできない。正答は、2 つのスイッチをオンにしてしばらく待ち、その後 1 つをオフに戻してからドアを開けて部屋の中を見るというものである。すると、部屋の中では点灯している電球は 1 つだけであり、それがオンになっているスイッチのものであることがわかる。そして、点灯していないが暖かい電球が、しばらくオンにしておいてドアを開ける直前にオフにしたスイッチに対応していることがわかる。白熱電球であるため、オンにしてしばらく経つと熱くなるのである。そして、点灯していない冷たい電球が、最初からずっとオフになっていたスイッチに対応する。参加者の答えは 10 人の別な学部生により評価され、その平均値が成績として用いられた。また、トラック課題と同様に、課題を終了するまでに費やした時間も計測した。

#### < 模倣 >

模倣を測定する課題は、第 1 実験と同様に知恵の輪課題とした。

#### < 空間知覚 >

空間知覚能力が模倣能力と関連する可能性を考え、もしその場合は分析の際に統計的にコントロールするため、空間知覚能力を測定する課題も準備した。一つ目は「サイコロ課題」である。サイコロをスタート地点から転がして行ってゴールに到達する道筋を描くのが課題である。転がす際には、サイコロの上の面の目が床に描かれているものと一致するようにしなければならない (Figure 3a, 3b)。二つ目は「立方体課題」である。参加者はたくさんの立方体から成る三次元の物体の絵を見て、何個の立方体からできているかを数えた。大きな三次元の物体には穴があいており、見えないが向こう側まで貫通

しているとされていた (Figure 4)。この課題の正答は 47 個であった。これら二つの課題の時間制限は 4 分であった。

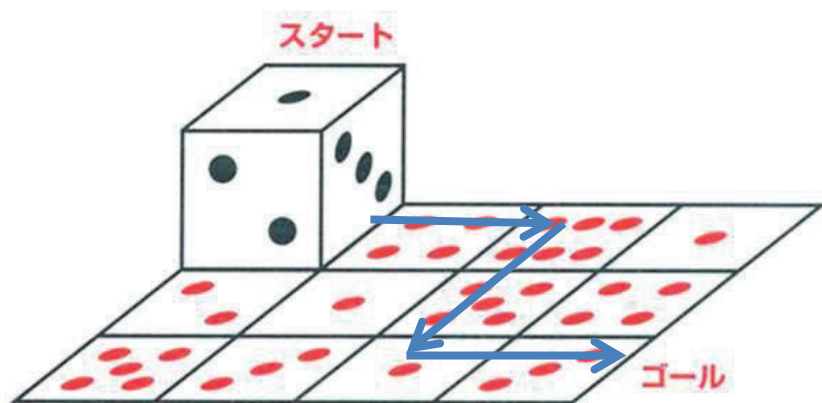
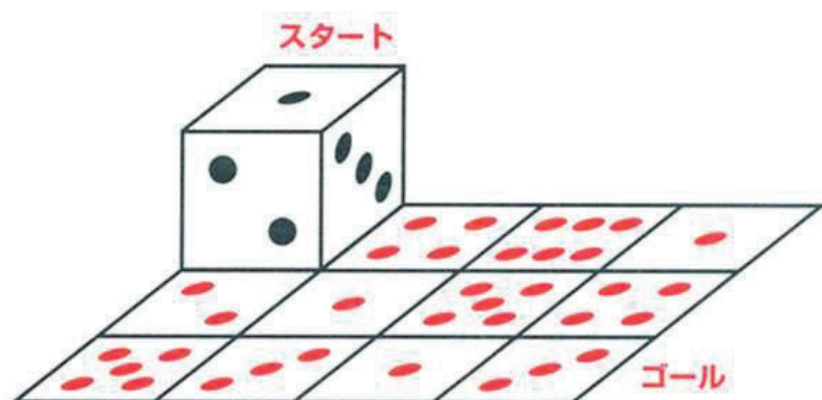


Figure 3. サイコロ課題：問題 (a) と正解 (b).



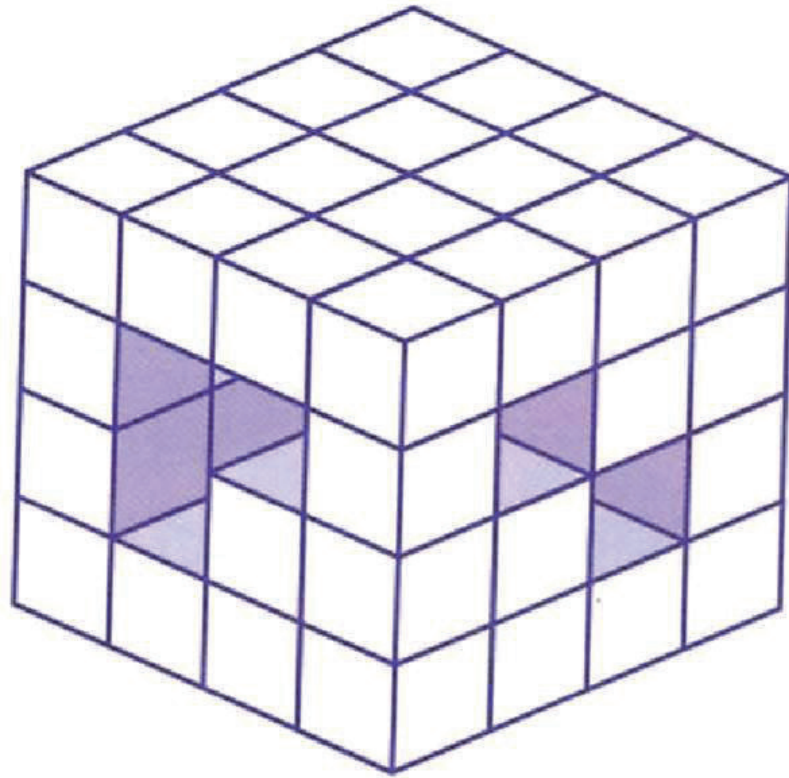


Figure 4. 立方体課題.

### 3. 結果

まず、変数の意味について説明しておく。測定された変数は主に二種類に分類される。まず、回答の正誤については、1 が正、0 が誤となっており、数字が大きい方が能力が高いということを意味する。次に、回答終了までに何秒費やしたかを表す指標については、制限時間から元の変数の値を差し引いた値、即ち残り時間に変換した。よって、やはり数字が大きい方が能力が高いことを意味する。

創造性を測定することが第2実験において最も重要であるため、まず創造性の指標の間の関係を検討した。分布が正規分布から隔たっていたためスピアマンの相関係数を計算したところ、リング課題とロウソク課題の間に正の相関が見られたが、その他の課題間にはほとんど相関が見られなかった (Table 1)。これは、実演する課題の間では相関が高いということを示唆しており、相対的にはこれらの指標の方が紙とペンによる課題よりも妥当であることを意味しているのかもしれない。



Table 1. 創造性の指標の間のスピアマンの相関係数.

|                | Cattell | リング<br>(正誤) | リング<br>(残り時間) | ロウソク<br>(正誤) | ロウソク<br>(残り時間) | トラック<br>(正誤) | トラック<br>(残り時間) | 電球<br>(正誤) |
|----------------|---------|-------------|---------------|--------------|----------------|--------------|----------------|------------|
| リング<br>(正誤)    | .088    | -           | -             | -            | -              | -            | -              | -          |
| リング<br>(残り時間)  | .156    | -           | -             | -            | -              | -            | -              | -          |
| ロウソク<br>(正誤)   | .072    | .345**      | .000          | -            | -              | -            | -              | -          |
| ロウソク<br>(残り時間) | -.180   | .118        | -.150         | -            | -              | -            | -              | -          |
| トラック<br>(正誤)   | -.073   | .170        | .120          | -.043        | .124           | -            | -              | -          |
| トラック<br>(残り時間) | -.077   | -.105       | .185          | .180         | -.087          | -.190        | -              | -          |
| 電球<br>(正誤)     | .228    | -.021       | .170          | -.116        | .018           | -.017        | -.052          | -          |
| 電球<br>(残り時間)   | -.203   | -.107       | .058          | -.083        | .118           | -.052        | .130           | -.290+     |

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , \*\*\*  $p < .001$ 

次に、主要な結果について報告する。まず、創造性と模倣の間の関係については、弱い正の関係がロウソク課題と知恵の輪課題の間に見られた (Table 2)。質的にはこの結果は第 1 実験の結果を再現している。次に、試行錯誤と模倣の間の関係を検討したところ、第 1 実験の場合と同様、第 2 実験においても関係は見られなかった (Table 3)。最後に、試行錯誤と創造性の間の関係を検討したところ、結果のパターンは不明瞭ではあったが、試行錯誤と創造性の間には弱い正の関係があることを示唆していた (Table 4)。この結果は、試行錯誤と創造性の間に弱い負の関係があることを示唆していた第 1 実験の結果とは異なっている。コイン課題の 1 問目の成績が良いほど Cattell の CFIT のスコアが高く、ロウソク課題を解くことができていた。また、コイン課題の 2 問目の成績が良いほど、リング課題を解くために必要な時間が短かった。

Table 2. 創造性と模倣の間のスピアマンの相関係数.

| 創造性 \ 模倣    | 知恵の輪<br>(正誤) | 知恵の輪<br>(残り時間) |
|-------------|--------------|----------------|
| Cattell     | .041         | .297+          |
| リング (正誤)    | -.006        | .215           |
| リング (残り時間)  | .057         | -.295          |
| ロウソク (正誤)   | .225+        | .187           |
| ロウソク (残り時間) | .493*        | .233           |
| トラック (正誤)   | .173         | -.162          |
| トラック (残り時間) | -.091        | -.010          |
| 電球 (正誤)     | .201         | -.707***       |
| 電球 (残り時間)   | .157         | .083           |

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , \*\*\*  $p < .001$

Table 3. 試行錯誤と模倣の間のスピアマンの相関係数.

| 試行錯誤 \ 模倣         | 知恵の輪<br>(正誤) | 知恵の輪<br>(残り時間) |
|-------------------|--------------|----------------|
| コイン問題 1 (正誤)      | .064         | .171           |
| コイン問題 1 (コイン獲得枚数) | .085         | .215           |
| コイン問題 2 (正誤)      | .065         | .102           |
| コイン問題 2 (コイン獲得枚数) | -.120        | -.080          |

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , \*\*\*  $p < .001$

Table 4. 創造性と試行錯誤の間のスピアマンの相関係数.

| 試行錯誤<br>創造性 | コイン問題 1<br>(正誤) | コイン問題 1<br>(コイン獲得枚数) | コイン問題 2<br>(正誤) | コイン問題 2<br>(コイン獲得枚数) |
|-------------|-----------------|----------------------|-----------------|----------------------|
| Cattell     | .198            | .218+                | .215+           | -.093                |
| リング (正誤)    | .140            | .155                 | .216+           | .173                 |
| リング (残り時間)  | .242            | .010                 | .330            | .518**               |
| ロウソク (正誤)   | .209            | .270*                | .179            | -.030                |
| ロウソク (残り時間) | -.342           | -.396+               | .223            | .196                 |
| トラック (正誤)   | .226+           | .144                 | .178            | .121                 |
| トラック (残り時間) | .104            | .137                 | .016            | -.040                |
| 電球 (正誤)     | -.015           | -.133                | -.078           | .192                 |
| 電球 (残り時間)   | .231+           | .198                 | -.056           | -.162                |

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , \*\*\*  $p < .001$ 

最後に、空間知覚能力についての結果を報告する。空間認知能力を測定する指標間の相関は正で非常に高く、妥当性が高いと判断されたが、知恵の輪課題の成績との間にはどの指標でもほとんど関係が見られなかった (Table 5)。従って、第 1 実験における記憶能力と同様、第 2 実験においても 3 種類の学習能力とは無関係な能力が影響を与えていたという可能性は否定された。

Table 5. 空間知覚能力と模倣の間のスピアマンの相関係数.

| 空間知覚能力<br>模倣 | サイコロ<br>(正誤) | サイコロ<br>(残り時間) | 立方体<br>(正誤) | 立方体<br>(残り時間) |
|--------------|--------------|----------------|-------------|---------------|
| 知恵の輪 (正誤)    | .191         | .101           | .147        | .257+         |
| 知恵の輪 (残り時間)  | .171         | .084           | .008        | .113          |

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , \*\*\*  $p < .001$ 

#### 4. 考察

昨年度の第 1 実験と今年度の第 2 実験の結果を総合的に検討することで、いくつかのことが示唆される。まず、創造性と模倣の間には正の関係があり、試行錯誤と模倣の間には関係が存在しないと思われる。しかし、創造性と試行錯誤の間関係については明確な結論を下すことはできない。これらの結果は、個人学習と社会学習はトレードオフ関係にあるわけではないことを意味している。創造的な人々は模倣も上手いのである。

これは、正確な社会学習と探索的な個人学習を組み合わせる社会学習—探求者が、地理的な変動と移住率が比較的高い状況においては適応的になるという新しい理論的主張（e.g., Aoki, 2010）を部分的に支持するものである。サピエンスは高い模倣能力に加えて高いレベルの創造性を獲得したためネアンデルタールより適応的だったのかもしれない。

しかし、これら二つの実験から結論を下すのは時期尚早である。最も大きな問題は、実験参加者が北海道大学の学部生に限られている点である。そのため、参加者の間に存在する様々な特性の分散は、ホモ・サピエンスはもちろん、日本人という母集団を考えたとしても、それらよりも大幅に小さいのは確実である。従って、参加者の特性の分散が大きくなるようなサンプルからデータを収集することが決定的に重要である。また、これまでの結果は用いられた少数の課題の性質に依存している可能性もある。これらの問題をできるだけ解消するため、2012年度は更に第3実験を予定している。本稿の締切には間に合わないが、Web上で20代から60代までの大人数を対象に第3実験を行う計画が進行しており、その結果が上記の暫定的な結論と一貫すれば、3種類の学習能力間の関係について我々は最終的に結論を下すことができるであろう。

## 引用文献

- Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.
- Borenstein E, Feldman MW, & Aoki K (2008) Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. *Evolution* 62, 586-602.
- Bouchard J, Goodyer W, & Lefebvre L (2007) Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition* 10, 259-266.
- Cattell RB (1971) *Abilities: Their structure, growth, and action*. Houghton Mifflin, New York.
- Diamond J (1991) *The rise and fall of the third chimpanzee*. Vintage Books, London.
- Duncker K (1945) On problem solving. *Psychological Monographs* 58, 5.
- Giraldeau LA, & Caraco T (2000) *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kameda T, & Nakanishi D (2002) Cost-benefit analysis of social/cultural learning in a nonstationary uncertain environment: an evolutionary simulation and an experiment with human subjects. *Evolution and Human Behavior* 23, 373-393.
- McCaffrey T (2012) Innovation relies on the obscure: A key to overcoming the classic problem of functional fixedness. *Psychological Science* 23, 215-218.
- Reader SM, & Laland KN (2002) Social intelligence, innovation and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99, 4436-4441.

Wakano JY, Aoki K, & Feldman MW (2004) Evolution of social learning: a mathematical analysis. *Theoretical Population Biology* 66, 249-258.

### **Are creative people better imitators?**

Nobuyuki Takahashi  
Graduate School of Letters  
and  
Center for Experimental Research in Social Sciences  
Hokkaido University

**Abstract:** *Homo sapiens* is a species whose behaviors are determined heavily by learning. Typically, research on learning has assumed implicitly a dichotomy between individual learning and social learning, and examined under what conditions each type of learning ability can be adaptive. These previous studies have two problems, however. First, there is little empirical data on the relationship between individual learning and social learning among humans. Second, they assume that social learning is usually represented by the single ability of imitation, while individual learning is represented by either trial-and-error or creativity, although these two abilities are quite different from each other. Therefore, the current study investigated the relationships between these three major human learning abilities for the first time. The results of the second experiment conducted in 2012 showed that there is a positive relationship between creativity and imitation, and there is no relationship between trial-and-error and imitation. The relationship between creativity and trial-and-error remains ambiguous. These results suggest that there is no trade-off between individual learning and social learning. Thus, it partly supports a new theoretical argument that social learner explorer, who combines accurate social learning with exploratory individual learning, is most adaptive under certain fluctuating environments (Aoki 2010).

# 現代人ゲノム中の古代人由来ハプロタイプの評価

嶋田 誠

藤田保健衛生大学総合医科学研究所

## 1. 背景

現代人 (*Homo sapiens*) が出アフリカ後、古代人 (*H. neanderthalensis*) の生息域に置き換わった交替劇はどのような原因で起こったのか多くはわかっていない。交替劇を考える際に、両者の生得的な違いがどの程度影響したのか、情報を整理しておくことは、研究の進展に助けとなる。遺伝子配列の違いは生得的な違いに大きく影響する。ネアンデルタールなど古代人の遺伝子配列はまだ限られており、交替劇当時ユーラシアに広く分布していたネアンデルタール人の生得的な特徴を把握するには困難である。

そこで我々は現代人集団のゲノム配列中に存在する、古代人由来ハプロタイプを利用することを考えた。(なお、「ハプロタイプ」とはひと塊の塩基配列という意味で以下用いる。)

古代人由来ハプロタイプとは、現代人の出アフリカ以後の分布拡大の際、ユーラシアでの先住古代人との混血により、現代人中に流入したと考えられるハプロタイプを指す。そのため、典型的には次のような特徴を有すると考えられる。

(1) 塩基類似度が他のハプロタイプと比較して離れている。にもかかわらず、類似ハプロタイプが少なく、大きなクラスターを形成しない。

(2) 現代人集団中の空間的分布状況を調べた際に、アフリカよりユーラシアに多く存在している。さらに、地理的に広範囲で観察されながら配列が多様化していない。

古代人由来ハプロタイプが存在することは、古代人骨由来ゲノム配列公表以前より、いくつかのゲノム領域で知られていた。ところがそれらは統一的に古代人配列と比較されてこなかった。また、それぞれ個別の現代人配列データを用いており、統一的に評価されてこなかった。

そこで、本研究では、既報の研究で古代人由来候補と考えられる 6 ハプロタイプ (表 1) について、その由来を明確にすること、および全ゲノムレベルでの古代人由来ハプロタイプ検出基準を決定することを目的とした。

そのために、現代人 14 集団より集められた 1092 個体の全ゲノムデータを解読し公開している 1000 Genomes Project の phase 1 データを用いて、既報古代人由来ハプロタイプ 6 候補における、現代人集団での存在様式やその由来を調べた。



## 2. 方法

### 2.1 既報ハプロタイプ候補のゲノム座標変換

本研究で相互に比較した既報古代人由来ハプロタイプ候補は表 1 の通りである。それぞれの報告で古代人由来ハプロタイプのゲノム位置および古代人由来ハプロタイプが特異的に持っている変異に関する情報を抽出し、ヒトゲノム assembly を GRCh37/hg19 にて表現した。

表 1. 比較検討した既報古代人由来ハプロタイプ候補.

| 本研究での ID    | 領域名     | ハプロ  |  | 文献                                                                |
|-------------|---------|------|--|-------------------------------------------------------------------|
|             |         | タイプ名 |  |                                                                   |
| Xp11_hX     | Xp11.22 | hX   |  | (Shimada et al. 2007)                                             |
| MCPH1_D     | MCPH1   | D    |  | (Evans et al. 2006)                                               |
| RRM2P4_A    | RRM2P4  | A    |  | (Garrigan et al. 2005; Cox et al. 2008)                           |
| dys44_B006  | DMD     | B006 |  | (Labuda et al. 2000; Zietkiewicz et al. 2003; Yotova et al. 2011) |
| 17q21inv_H2 | 17q21   | H2   |  | (Hardy et al. 2005; Stefansson et al. 2005)                       |
| HLA-B_B*73  | HLA-B   | B*73 |  | (Abi-Rached et al. 2011)                                          |

### 2.2 現代人ゲノムデータ 1000 Genomes の利用

現代人個人ゲノム大規模プロジェクト 1000 Genomes Project とは、近年の新型塩基配列決定技術を使い千人規模の多くの個人それぞれについて、全ゲノム配列を決定する国際的プロジェクトである。最終的には世界の 25 集団から成る 2500 人規模の個人ゲノムを解読し公開する予定である。現在のところ、14 集団から成る 1092 人 (phase 1) 分のデータが公開されている段階である (The 1000 Genomes Project Consortium 2012)。本研究では既報古代人由来ハプロタイプ候補が含まれている 6 番、8 番、17 番、X の各染色体の多型情報を 1000 Genome Project のホームページ (<http://1000genomes.org>) よりダウンロードし、解析に用いた。

### 2.3 連鎖不平衡領域の定義と 1000 Genomes 探索

既報古代人由来ハプロタイプのゲノム領域はそれぞれの研究の都合により便宜的に定められたものである。既知ハプロタイプ領域だけに注目することは、連鎖する近隣の機

能領域が重要な役割を果たしている場合に、的外れな結論を導く危険性がある。そこで本研究では連鎖の強さに基づいたゲノム領域を研究対象にするため、古代人由来ハプロタイプが特異的に持っている変異と強い連鎖の認められた変異の存在する範囲を研究対象ゲノム領域とした。そのために、1000 Genomes データにおいてそれぞれの古代人由来ハプロタイプ特異的変異との  $r^2$  を網羅的に計算して、 $r^2 \leq 0.8$  を示す変異の存在する範囲（古代人由来ハプロタイプ LD 領域）を以後の解析対象とした。

## 2.4 配列比較

1000 Genomes 中より検出された古代人由来ハプロタイプと、その他の現代人ハプロタイプ、古代人ハプロタイプ、さらに外群として類人猿のハプロタイプ間を比較するため、次のように各領域において配列を取得した。現代人ハプロタイプの代表として、1000 Genomes データより約6ハプロタイプをアフリカ系集団に多く含まれるハプロタイプと、ユーラシア系集団に多く含まれるハプロタイプが含まれるように選んだ。その際それぞれの領域において、古代人特異的 SNP との高連鎖 SNP サイトのみについて遺伝子型を分類し、その遺伝子型が reference genome 配列および、reference に近い遺伝子型3種類をアフリカ系とユーラシア系個体の両方が含まれるように選んだ。また、古代人由来ハプロタイプ配列および、古代人由来ハプロタイプに近く、しかも reference 型 allele が連続しない遺伝子型が10タイプ以上ある場合には、その遺伝子型をもつ個体の中からさらに1個体を追加して選んだ。

古代人配列については、ネアンデルタール・ゲノム (Green et al. 2010) とデニソバ・ゲノム (Meyer et al. 2012) が利用可能である。デニソバ・ゲノムは一本鎖 DNA を利用した新技術により精度の高い配列が得られているのに対し、ネアンデルタール・ゲノムは断片的である。そのため、本研究ではデニソバ・ゲノムのみを利用した。デニソバ配列は UCSC Table browser (Fujita et al. 2010) (<http://genome.ucsc.edu/cgi-bin/hgTables>) にて、以下のように各項目を設定して vcf ファイルをダウンロードした。

group: Denisova Assembly and Analysis

track: Denisova Variants

table: dhcVcfDenisovaPinky

チンパンジーやオランウータンの配列については、UCSC Genome Browser (Fujita et al. 2010) の Lift Genome Annotations (<http://genome.ucsc.edu/cgi-bin/hgLiftOver>) を利用して取得した。

### 3. 結果

#### 3.1 既報古代人由来ハプロタイプ候補の 1000 Genomes 内探索

古代人由来ハプロタイプ候補について記載した文献中で古代人由来ハプロタイプに特異的に観察および記載された変異が、1000 Genome データ中に確認できるか調べたところ、HLA-B 領域以外では既報古代人由来ハプロタイプ特異的変異のほとんどが 1000 Genome データに高い連鎖を持って含まれていた。それに対し、HLA-B 領域については、半分以上の特異的変異が含まれていなかった（表 2）。

表 2. 古代人由来ハプロタイプの 1000 Genomes データ内探索.

| 領域                       | 古代人由来ハプロタイプ特異的変異数<br>(文献中) | 1000 Genomes 中<br>確認済み変異数 | 古代人由来ハプロタイプの<br>1000 Genomes 中存在 |
|--------------------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------------|
| Xp11_hX                  | 24                         | 22                        | Yes                              |
| MCPH1_D                  | 46                         | 46                        | Yes                              |
| RRM2P4_A                 | 5                          | 5                         | Yes                              |
| dys44_B006               | 1                          | 1                         | Yes                              |
| HLA-B_B*73               | 190                        | 59                        | No                               |
| 17q21inv_H2              | 21                         | 21                        | Yes                              |
| (LD1) 最大値 <sup>[1]</sup> | (11)                       | (11)                      |                                  |
| (LD2) 最大値 <sup>[2]</sup> | (10)                       | (10)                      |                                  |

[1] 文献中 11 個の marking SNP それぞれの  $r^2$  最大値を使用した。

[2] 文献中 10 個の marking SNP それぞれの  $r^2$  最大値を使用した。

連鎖領域の決定は、古代人由来ハプロタイプ特異的変異との  $r^2$  値を、1000 Genomes データにおいて網羅的に計算し、 $r^2 \leq 0.8$  を示す変異の存在する範囲とすることによって得た。その結果、23 kb から 268 kb までの連鎖不平衡領域が認められた（表 3）。ただし、HLA-B 領域については、古代人由来ハプロタイプ特異的変異を有する個体は 2 個体のみであったため、連鎖不平衡の計算ができなかった。さらに、それら 2 個体のハプロタイプ配列に関連性が希薄であること、および HLA 領域の超多型性を考慮すると、HLA-B 領域に報告された古代人由来ハプロタイプは 1000 Genome データには含まれないと結論付けた。それに対し、それ以外の古代人由来ハプロタイプは 1000 Genome データに含まれていることが分かった。

### 3.2 配列比較

本解析により 1000 Genomes データ中に同定された、それぞれの古代人由来ハプロタイプを、デニソバ配列や 1000 Genomes データ中の代表的現代人ハプロタイプと併せて、ゲノム配列での類似度に基づき関係性を系統樹にて表現した結果、まず、現代人と古代人由来ハプロタイプ候補との関係が異なっていることが示された。つまり、古代人由来ハプロタイプ候補は必ずしも現代人ハプロタイプの

の外側に位置するわけではなかった（図 1）。古代人由来ハプロタイプが他の現代人ハプロタイプと類似度における距離は古代人由来ハプロタイプ特異的 SNP と連鎖のある SNP 数の領域内全 SNP 数に対する比に依存していた。その比が 0.07 を超えた 3 領域

（Dys44\_B006, Xp11\_hX, 17q21inv\_H2）で、古代人由来ハプロタイプが他の現代人ハプロタイプのクラスタの外側に位置した。

次に、デニソバ・ハプロタイプとの関係においても、それぞれの領域で異なっていることが示された。つまり、必ずしもデニソバ・ハプロタイプの近くに古代人由来ハプロタイプ候補が位置するわけでもなかった（図 1）。MCPH1\_D と Dys44\_B006 においては、古代人由来とデニソバの両ハプロタイプが同一クラスタを形成した。また、ネアンデルタール・ゲノム配列と古代人由来ハプロタイプ特異的 SNP の allele を比較したところ、RRM2P4\_A と Dys44\_B006（Yotova et al. 2011）において、同一塩基であることが確認できた。よって、MCPH1\_D、Dys44\_B006、RRM2P4\_A の 3 領域において、デニソバあるいはネアンデルタールのハプロタイプとの近縁性が確認された（表 4）。

### 3.3 出自集団の集計

古代人由来ハプロタイプについて報告したそれぞれの文献では、配列における塩基類似度が他の現代人ハプロタイプより離れていることで発見された場合ばかりではなく、出アフリカ・モデルでは説明できない地理的分布を示すことで着目された場合が多かった（例 dys44、Zietkiewicz et al. 2003）。同様に、本研究により 1000 Genomes より同定された古代人由来ハプロタイプ候補はすべて、各領域で最も高頻度に観察されたハプロタイプに比べて、アフリカ集団での頻度が低かった（表 4）。

表 3. 連鎖不平衡領域の定義.

| 領域          | 既報論文中<br>調査領域長<br>(bp) | 連鎖不<br>平衡領域<br>(bp) |
|-------------|------------------------|---------------------|
| Xp11_hX     | 10,083                 | 83,109              |
| MCPH1_D     | 24,500                 | 59,668              |
| RRM2P4_A    | 2,341                  | 23,197              |
| dys44_B006  | 7,923                  | 35,161              |
| 17q21inv_H2 | 1,405,669              |                     |
| (LD1) 最大値   |                        | 267,635             |
| (LD2) 最大値   |                        | 155,377             |

## 4. 考察

### 4.1 gene genology 遺伝子系譜

本研究で 1000 Genomes データ内で同定された、古代人由来ハプロタイプがデニソバあるいはネアンデルタールのハプロタイプとの近縁性が確認された 3 領域 (MCPH1\_D、Dys44\_B006、RRM2P4\_A) では、いずれも他の現代人ハプロタイプとの遺伝的距離が近いハプロタイプであった (表 4)。このことは、現代人祖先集団からネアンデルタールが分かれた時期と現代人集団のすべての遺伝子の *coalescent time* との差が小さいことによると考えられる。現代人のすべての遺伝子間の *coalescent* の平均が  $4N$  世代時間 (約 100 万年) であるのに対し、ネアンデルタールと現代人との分化時点で任意の二つの遺伝子間の *coalescent* が  $2N$  世代時間 (約 50 万年) である。つまり、両者の差は約 50 万年となる。つまり、ネアンデルタールと現代人の両集団の分化と同程度である。そこで本研究で比較したとおり、古代人由来ハプロタイプ候補が真にネアンデルタール由来であったとしても、現代人クラスタの中に入ることは一般に観察されると考えられる。

逆に、現代人ハプロタイプのクラスタの外側に位置した古代人由来ハプロタイプ候補はネアンデルタール、デニソバのいずれにも近縁関係を示さなかった (表 4)。しかもこれらもアフリカよりユーラシアに多く分布していることを考えると、これらが単にネアンデルタールと現代人の共通祖先集団の時代から多型的であった中立の遺伝子として現代人集団中に保持し続けていると解釈するだけでは、説明が困難である。出アフリカ時の瓶首効果、選択、あるいはネアンデルタールとは別の絶滅古代人類との混血を考える必要がある。

ところで、現代人ハプロタイプのクラスタ内に古代人由来ハプロタイプ候補が含まれた 3 領域 (MCPH1\_D、Dys44\_B006、RRM2P4\_A) はいずれも連鎖率が高い領域に属する (表 4)。(全ゲノム STR マーカーを使った連鎖率に基づいて算出されたデータ (Kong et al. 2002)。) このことは古代人由来ハプロタイプの塩基多様度と連鎖率との間の相関を示唆する可能性がある。今後、同じ 1000 Genomes での SNP データに基づき、領域内で連鎖不平衡の計算を行い確認する必要がある。

表 4. 既報古代人由来ハプロタイプの特徴.

| 領域<br>_haplotype     | 遺伝子系統樹<br>topology | アフリカ系<br>個体含有率<br>の比(最頻型<br>/古代型) | 連鎖率<br>(STR<br>study) | ネアンデルタ<br>ール(N)、デニ<br>ソバ(D)ゲノム<br>との一致 |
|----------------------|--------------------|-----------------------------------|-----------------------|----------------------------------------|
| Xp11_hX              | 古い。最外側。            | 0.372                             | 低い                    | 無関係                                    |
| MCPH1_D              | 内側。デニソバ<br>とクラスター。 | 0.123                             | 高い                    | D                                      |
| RRM2P4_A             | 内側。                | 0.107                             | 高い                    | N                                      |
| Dys44_B006           | デニソバの次<br>に外側。     | 0.168                             | 高い                    | N, D                                   |
| 17q21inv_H2<br>(LD1) | 古い。最外側。            | 0.000                             | 低い                    | 無関係                                    |
| 17q21inv_H2<br>(LD2) | 古い。最外側。            | 0.201                             | 低い                    | 無関係                                    |

## 4.2 全ゲノム検出のために

本研究で既報古代人由来ハプロタイプを検討したのは、最終的には全ゲノム規模で古代人由来ハプロタイプを検出する目的からであった。本研究で得られた結果によって示唆された、選抜の基準は以下の通りである。

<地理的分布>

- 1) アフリカよりユーラシアで多く分布する。本研究ではハプロタイプが観察された集団を集計し、全集団に対するアフリカ系集団の占める割合を古代人由来ハプロタイプ候補と高頻度ハプロタイプとの間で比較し、その比が 0.372 を超えなかった。
- 2) しかも、出アフリカに伴う、瓶首効果の期待値を有意に上回る。



#### <遺伝子系譜>

3) 類似するハプロタイプの数、系統樹上でのノードの高さおよび存在頻度から期待される派生ハプロタイプ数より少ない。

#### <遺伝子領域>

4) 組み換えの少ない領域および選択の影響の少ない領域で発見されている。

本研究では既報古代人由来ハプロタイプ6領域について、同一データに基づき検討したものである。したがって、上記条件は定性的な段階である。今後、上記条件を具体化するために、各項目の期待値を検討し、閾値の設定が必要である。

## 引用文献

- Abi-Rached L, Jobin MJ, Kulkarni S, McWhinnie A, Dalva K, Gragert L, Babrzadeh F, Gharizadeh B, Luo M, Plummer FA, et al. (2011) The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans. *Science* 334(6052), 89-94.
- Cox MP, Mendez FL, Karafet TM, Pilkington MM, Kingan SB, Destro-Bisol G, Strassmann BI, & Hammer MF (2008) Testing for archaic hominin admixture on the X chromosome: Model likelihoods for the modern human RRM2P4 region from summaries of genealogical topology under the structured coalescent. *Genetics* 178(1): 427-437.
- Evans PD, Mekel-Bobrov N, Vallender EJ, Hudson RR, & Lahn BT (2006) Evidence that the adaptive allele of the brain size gene *microcephalin* introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103(48), 18178-18183.
- Fujita PA, Rhead B, Zweig AS, Hinrichs AS, Karolchik D, Cline MS, Goldman M, Barber GP, Clawson H, Coelho A, et al. (2010) The UCSC genome browser database: Update 2011. *Nucleic Acids Research* 39 (suppl\_1), D876.
- Garrigan D, Mobasher Z, Kingan SB, Wilder JA, & Hammer MF (2005) Deep haplotype divergence and long-range linkage disequilibrium at Xp21.1 provide evidence that humans descend from a structured ancestral population. *Genetics* 170(4), 1849-1856.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH-Y, et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328(5979), 710-722.
- Hardy J, Pittman A, Myers A, Gwinn-Hardy K, Fung HC, de Silva R, Hutton M, & Duckworth J, et al. (2005) Evidence suggesting that *Homo neanderthalensis* contributed the H2 MAPT haplotype to *Homo sapiens*. *Biochemical Society Transactions* 33(Pt 4), 582-585.

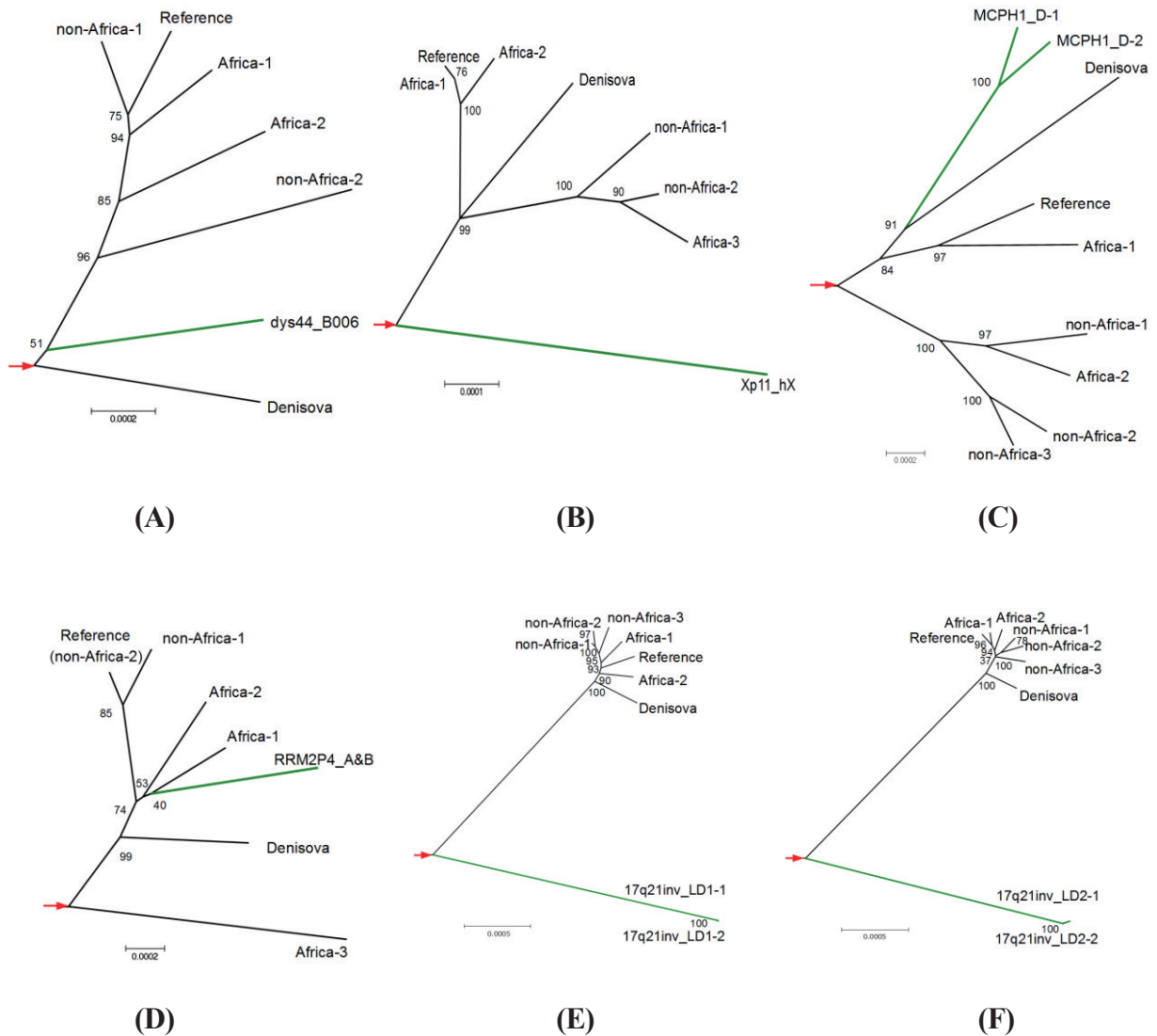


図1. 1000 Genomes データ中に観察された古代人由来ハプロタイプ (緑) とその他の代表的な現代人ハプロタイプおよびデニソバ・ゲノムのハプロタイプとの遺伝子系統樹. 赤矢印は根の位置. ノードの数字はブートストラップ値(500回). Hasegawa-Kishino-Yano model に基づく Maximum Likelihood 法による. (A) dys44\_B006 領域. (B) Xp11\_hx 領域. (C) MCPH1\_D 領域. (D) RRM2P4 領域. (E) 17q21inv(LD1)領域. (F) 17q21inv(LD2)領域.

Kong A, Gudbjartsson DF, Sainz J, Jonsdottir GM, Gudjonsson SA, Richardsson B, Sigurdardottir S, Barnard J, Hallbeck B, Masson G, et al. (2002) A high-resolution recombination map of the human genome. *Nature Genetics* 31(3), 241-247.

Labuda D, Zietkiewicz E, &Yotova V (2000) Archaic lineages in the history of modern humans. *Genetics* 156(2), 799-808.

Meyer M, Kircher M, Gansauge M-T, Li H, Racimo F, Mallick S, Schraiber JG, Jay F, Prüfer K, de Filippo C, et al. (2012) A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 338(6104), 222-226.

Shimada MK, Panchapakesan K, Tishkoff SA, Nato AQ, Jr., &Hey J (2007) Divergent haplotypes and human history as revealed in a worldwide survey of X-linked DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* 24(3), 687-698.

Stefansson H, Helgason A, Thorleifsson G, Steinthorsdottir V, Masson G, Barnard J, Baker A, Jonasdottir A, Ingason A, Gudnadottir VG, et al (2005) A common inversion under selection in Europeans. *Nature Genetics* 37(2), 129-137.

The 1000 Genomes Project Consortium (2012) An integrated map of genetic variation from 1,092 human genomes. *Nature* 491(7422), 56-65.

Yotova V, Lefebvre J-F, Moreau C, Gbeha E, Hovhannesian K, Bourgeois S, Bédarida S, Azevedo L, Amorim A, Sarkisian T, et al (2011) An X-linked haplotype of Neandertal origin is present among all non-African populations. *Molecular Biology and Evolution* 28(7): 1957-1962.

Zietkiewicz E, Yotova V, Gehl D, Wambach T, Arrieta I, Batzer M, Cole DE, Hechtman P, Kaplan F, Modiano D, et al. (2003) Haplotypes in the dystrophin DNA segment point to a mosaic origin of modern human diversity. *American Journal of Human Genetics* 73(6), 994-1015.

## **Evaluation of archaic haplotype candidates reported in modern humans**

Makoto K. Shimada

Institute for Comprehensive Medical Science, Fujita Health University

**Abstract:** Genomic differences between modern humans and archaic humans such as the Neandertal are key information to understand how replacement between them occurred. Although genome sequences of archaic humans such as Neandertal and Denisova have been published, they are a small number of ancient peoples. Genomes of modern humans are known to contain “ancient haplotypes” that originated from archaic humans by hybridization. To clarify the relationship of the reported ancient haplotype candidates to the modern and ancient humans, and to develop a methodology that search ancient haplotypes through whole genome of modern humans, I searched the database of 1000 genomes project. Six out of inspected seven candidates of ancient haplotypes ever reported were considered to exist in the 1000 genome data. The three out of the six candidates that exist in 1000 genomes showed that they are closely related with haplotypes of Neandertal or Denisova genomes. Interestingly, the three haplotypes were located within the cluster of modern humans in gene geology tree. Moreover, the three haplotypes located within the genomic region with high recombination rate. These haplotypes had been marked as candidates of ancient haplotypes before the Neandertal genome is available, because of characteristic geographic distribution pattern. They are distributed more in Eurasia than Africa with little diversity among the lineage in spite of considerable frequency. On the contrary, other three haplotypes were distantly related from that of modern humans and located with regions with low recombination rate. These haplotypes showed that modern human genomes contain haplotypes originated from other ancient humans than Neandertal or Denisova. These findings suggest that geographic distribution pattern of haplotypes is a key feature to be marked as ancient haplotype. For further search of ancient haplotypes at whole genome level, geographic information of 1000 genomes and existing Neandertal or Denisova genome information are required as well as genetic distance from common haplotype in modern humans.



# 資源分布と交流の起源

堀内 史朗

芝浦工業大学

## 1. はじめに

旧人と新人の文化、あるいは技術の蓄積速度には著しい違いがある。この意見には重要な反論もあるものの (Zilhão 2007)、少なくとも 5 万年前以降に新人の文化が花開き、技術が急速に蓄積したことは、考古学の資料から示されている (Mellars 1989; Bar-Yosef 2002; Hill et al. 2009)。その違いが旧人と新人の交替劇の原因と考えられている。

交替劇プロジェクトでは、旧人と新人は学習戦略が異なっていたという仮説に基づいて、新人の急速な文化蓄積を理論的・実証的に説明しようとしている。学習仮説は青木健一らによる数理モデル研究として発展してきた経緯がある。不安定な環境に進出すると、他者の文化をただ模倣するのではなく、環境に適応した新たな文化を試行錯誤で学習する、ないし旧来の文化を発展させる戦略が有利になることなどが、これまでに示されてきた (Aoki et al. 2005; Aoki 2010; Wakano et al. 2011; Nakahashi 2013)。学習モデル以外にも、数理的に新人の文化蓄積速度の速さを説明しようとするモデルがある。そのなかでも、新人の集団サイズは大きく、そのなかで優秀な文化保有者を模倣することが可能になったために、急速な文化蓄積が可能になったという人口仮説が有力な対立仮説である (Shennan 2001; Henrich 2004; Powell et al. 2009; Kobayashi and Aoki 2012)。

学習仮説と人口仮説は、じっさいには対立仮説というよりは、互いに補完的な仮説と考えるのが適当である。新文化が必要とされる厳しい環境の中で、試行錯誤を通じて獲得した新たな文化が、大集団の中で多くの追随者に模倣され、そのなかから新たな革新が文化に付け加えるならば、文化蓄積速度は果てしなく高速化するだろう。

筆者が交替劇プロジェクトのなかで担当してきた、集団間交流が文化蓄積を高速にするという仮説は、学習仮説と人口仮説を集団間交流という概念を用いてつなげる試みである (堀内 2012; Horiuchi & Kubota in review; Horiuchi in review)。人口仮説の最大の問題点は、まだ農耕や都市計画も始まっていない当時、数百人以上の大サイズの集団が安定して存在できるのか、ということだった。たとえ普段はいくつもの小集団に分かれていても、集団間交流によって一時的に大集団が形成され、そのなかで文化学習がおこなわれるのならば、またより高い文化知識を模倣しようとする学習戦略が厳しい環境の中で進化するならば、より高速に文化は蓄積するだろうからである。

しかし、集団間交流が文化蓄積のキーになると主張する筆者は、新人が集団間交流をお



こなうこと、旧人は集団間交流をおこなわないことを前提としていた。じっさい、新人は広い範囲の集団間交流をおこなっていたことが、広い範囲で見つかるビーナス像や、異なる集団が集まっていたと思われる遺跡などを根拠にして推察されている (Conkey 1980; Gamble 1999; Adler et al. 2006; Rossano 2009)。ではなぜ新人だけが集団間交流をおこなったのか。その理由を説明しない限り、集団間交流が文化蓄積速度に影響するという主張には留保がかかってしまう。

じつは、集団間交流の起源、あるいは伝統的な用語を使うならば“交換の起源”を考えることは、社会学において最重要課題の一つである。マルクスは、「交換は共同体（集団）の果てるところで始まる」という有名な言葉を残している (Marx 1867)。互いに顔見知りの集団内であれば、モノの貸し借りはツケでおこなうことができる。互いに助け合うのは緊急時のためのセーフティネットである。他者からモノを貰うだけで返却せず、また困っている他者を助けようとしないうフリーライダーは、互いに顔見知りの集団内では懲罰・排除の対象となる。じっさい、互いに顔見知りの集団内では、互助のシステムが容易に出来上がることが、理論的・実証的に示されてきた (Olson 1965; Axelrod 1984; Ostrom 1990)。

いっぽう、互いに顔見知りでない異なる集団間では、秩序維持は容易でない。秩序違反者に対して継続的に懲罰をかけることや、交流の場から排除することが、顔見知りではないがゆえに、原理的に不可能だからである。狼と化すかもしれない他集団との交流が緊張の高まるものであったことは、沈黙交易の例からも感じ取ることができる (Grierson 1903)。今日の我々が見知らぬ他者と交流できるのは、他者に危害を加えてはならないというルールが国家の力（教育、警察、宗教）を背景に普及しており、さらには貨幣が存在して交換が容易に進むからである。じっさい、国家や貨幣への信用が失われた地域の多くで激しい内乱がおこっていることから、そのことは実証的に裏付けられている。しかし交替劇の当時、国家も貨幣も、明確な形をとっては存在しなかったはずである。

このように、集団間交流の起源を問うことは、新人の文化蓄積速度が速くなった背景を明らかにするためだけでなく、およそ地球上に誕生したすべての生物の中で我々だけが可能とした広い範囲での秩序の起源を明らかにするためにも必要である。集団間交流の起源を明らかにすることが、国家や貨幣への信用が失われた地域で、人々が見知らぬ他者を信頼しあうようになるための必要条件を示唆するかもしれない。そこで本報告書では、簡単な数理モデル分析によって、どのような条件のもとに集団間交流が行われるようになるかを明らかにすることを目的とした。

## 2. モデル

計算機上に  $N$  個の集団を設定する。はじめどの集団も長さ  $2L$  の線分上のどこかにランダムに分布している。本モデルでは、それぞれの集団内では秩序が保たれていると考え、

集団内のエージェントの相互作用については分析の対象としない。本モデルが対象とするのは異なる集団に属するエージェント間の相互作用、換言するならば集団間の相互作用である。それゆえ、以下もモデルの説明にあたって「集団」という言葉を使うが、その意味するところは「エージェント」と同じである。

各時刻に、線分上のある場所に資源が出現する。資源の出現場所は線分上に限られるが、完全なランダムではなく、中心に現れやすいとする。線分の中心の座標を  $x=0$ 、両端の座標を  $x=\pm L$  として、資源が現れる場所  $x^*$  を以下のようにして与える。

$$x^* = Fe^{-qG}$$

ここで  $F$  は  $-L \sim L$  の値をランダムに出力する関数、 $G$  は  $0 \sim 1$  の値をランダムに出力する関数である。 $q$  は、資源が線分の中心に分布する傾向を示す係数であり、 $q \geq 0$  とする。

この資源は、どの集団も無条件には独占できないものであり、集団間で争奪の対象となる。その過程を次のようにモデル化する。まず、資源からもっとも近距離にいた集団がその資源の「発見者」となる。つぎに、残りの  $N-1$  個の集団の中からランダムにある集団を選ぶ。ここで選ばれた集団と、さきに資源を発見した集団との距離が  $Z$  未満であるならば、選ばれた集団は「侵入者」となり、発見者と侵入者は資源をめぐる争うことになる（図1）。なお、もし選ばれた集団までの距離が  $Z$  以上だった場合、あらためて別の集団をランダムに選択する。10回選んでも距離が  $Z$  以上だった場合は、発見者集団が資源を独占するとした。

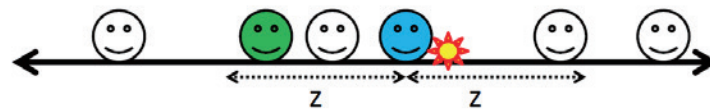


図1. 資源に最近接の青集団が発見者。距離  $z$  未満の緑集団（侵入者）と争う。

どの集団も一つの戦略を純粋戦略として採用している。戦略には以下の4種類がある。

タカ（以下、H）：自身が発見者・侵入者であるのを問わず、常に資源を奪おうとする。相手が反撃してきたら暴力をまじえて闘争する。

ハト（以下、D）：自身が発見者・侵入者であるのを問わず、常に資源を分割しようとする。相手がタカとしてふるまってきたら逃走する。

ブルジョワ（以下、B）：自身が発見者であるならば H として、自身が侵入者であるな

らば D としてふるまう。

分配（以下、S）：自身が発見者・侵入者であることを問わず、常に資源を分割しようとする。相手が H としてふるまってきたら H として応酬する。

なお、以上の4戦略のうち、H、D、B は Maynard-Smith (1982) によって、S は Horiuchi (2012) によって初めて導入された。4戦略がランダムに相互作用した場合の解析的な結果については、すでに Horiuchi (2012) が詳しく報告している。

それに対して本研究では、資源へのアクセスに空間構造が影響するため、相互作用に非線形性が入る。そのため、数学的な解析が困難になり、エージェント・ベース・モデルによる分析が必要になる。

資源の発見者、侵入者が4戦略のどれかを採用した場合に決まる、それぞれの利得行列表は図2のとおりである。資源へのアクセスに非対称性があるため、発見者が侵入者かによって、同じ戦略をとっていても利得が異なることに注意。

| (a) | H           | D     | B     | S           |
|-----|-------------|-------|-------|-------------|
| H   | $(v - c)/2$ | $v$   | $v$   | $(v - c)/2$ |
| D   | 0           | $v/2$ | $v/2$ | $v/2$       |
| B   | $(v - c)/2$ | $v$   | $v$   | $(v - c)/2$ |
| S   | $(v - c)/2$ | $v/2$ | $v/2$ | $v/2$       |

| (b) | H           | D     | B     | S           |
|-----|-------------|-------|-------|-------------|
| H   | $(v - c)/2$ | 0     | 0     | $(v - c)/2$ |
| D   | $v$         | $v/2$ | $v/2$ | $v/2$       |
| B   | $(v - c)/2$ | 0     | 0     | $(v - c)/2$ |
| S   | $(v - c)/2$ | $v/2$ | $v/2$ | $v/2$       |

図2. 発見者が行戦略、侵入者が列戦略をとったときの、(a)発見者の利得、(b)侵入者の利得。

この資源争奪の過程を各ターンに 50 回くりかえす。その後、全  $N$  個の集団の中で、もっとも利得が低かった集団の一つが消失する。そのいっぽう、もっとも利得の高かった集団と同じ戦略を持った新しい一つの集団が、元の集団からの距離  $Z$  以内の場所に出現する。なおこの際に新集団が長さ  $2L$  の線分外に出る場合もある。また、各ターンの終わりに、0.1 の確率で突然変異がおこる。このばあい、100 集団の中からランダムにある集団が選ばれ、その集団の戦略が H、D、B、S のどれかに等確率でランダムに決定する。つま

り任意の集団の戦略が突然変異で変わる確率は各ターンに  $0.1/100 = 0.0001$  である。このように戦略の進化をモデリングした。

本報告書では、簡単のため、 $N = 100$ 、 $L = 10$ 、 $Z = 5$  としておく。また  $F$ 、 $G$  は上述した通りの確率変数である。本報告書が重点的に扱う独立変数は資源の中心分布係数  $q$ 、および闘争コストに比した資源を得ることの相対的な価値  $v/c$  である。 $q$  の値が大きいほど、資源はより線分の中心に現れやすく、周縁にはほとんど現れないことになる。 $v/c$  の値が大きいほど、闘争コストを差し引いても、資源を得ることによる利得が高いことになる。

本モデルは、 $(q, v/c)$  の大きさによって、4戦略中どの戦略を多くの集団が採用するか分析する。多くの集団が  $H$  を採用するならば、世界は集団間の争いの場と化した無秩序状態になり、集団間交流の起源は期待できない。多くの集団が  $B$  を採用するならば、発見者が資源を独占し、侵入者は資源を放棄する状態となる。動物にみられるナワバリ制という秩序は、多くの個体・集団が  $B$  を採用する状態として理解できる (Horiuchi 2008)。しかしこの場合も、集団間交流の起源は期待できない。いっぽう、もし多くの集団が  $D$  または  $S$  を採用するならば、資源発見者と侵入者のあいだで平和裏に資源が分割されることになる。沈黙交易に擬することのできるこのような秩序が、集団間交流がおこるための必要条件となったと、筆者は考える。そこで本報告書では、どのような条件、つまりどのような  $(q, v/c)$  において、 $D$  または  $S$  を多くの集団が採用するか明らかにすることを目的とした。

### 3. 結果

まずはどれだけの時間（ターン）が経過すれば十分かを調べるため、異なる値の  $(q, v/c)$  のもとで4戦略の数の変化を調べた。戦略  $i$  を採用する集団の数を  $m_i$  とする。なお初期

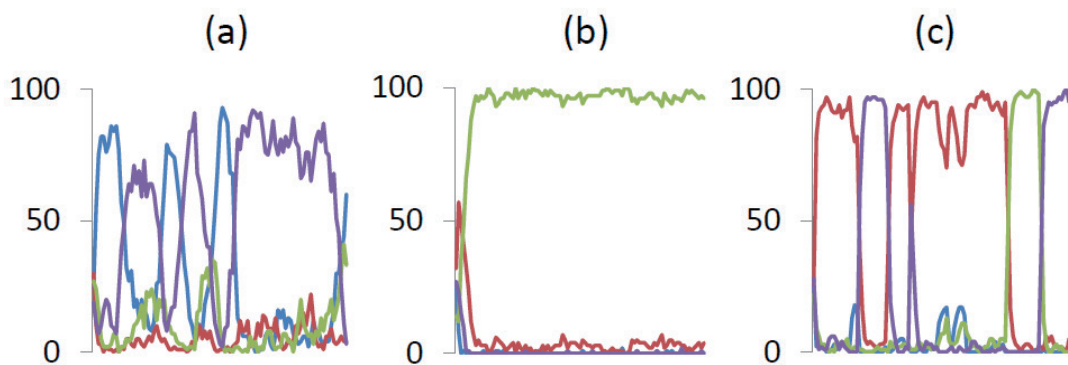


図3. 各戦略を採用する集団数の変遷。青： $m_H$ 、赤： $m_D$ 、緑： $m_B$ 、紫： $m_S$ 。  
(a)  $(q, v/c) = (0, 2.0)$ 。(b)  $(q, v/c) = (0, 0.2)$ 。(c)  $(q, v/c) = (20, 0.2)$ 。



状態では 100 集団が各戦略を採用する確率はランダムとしている。つまり平均すればどの戦略も 25 集団が採用していることになる。

100,000 ターンの間に 4 戦略の数に変遷した過程を示したのが図 3 である。図 3(a)は、 $(q, v/c) = (0, 2.0)$  のときの結果である。資源は線分内の任意の場所にランダムに出現し、資源を得ることの相対的な価値は高い。この場合、H と S が採用されることが多く、さらに H と S の数に変動していることが分かる。図 3(b)は、 $(q, v/c) = (0, 0.2)$  のときの結果である。資源は線分内の任意の場所にランダムに出現し、資源を得ることの相対的な価値は低い。この場合、いったんほぼすべての集団が B を採用すると、その状態が安定して遷移することが分かる。図 3(c)は、 $(q, v/c) = (20, 0.2)$  のときの結果である。資源は線分内のほぼ中心にのみ出現し、資源を得ることの相対的な価値は低い。この場合、D と S が採用されることが多く、また D と S の数に変動していることが分かる。ただし D と S は、どちらも発見者と侵入者で資源を平和裏に分割しようとする戦略である。それゆえ 80,000 ターンぐらいが経過したときに多くの集団が B を採用するに至る直前までは、資源分割の秩序が続いていたことが分かる。図から明らかなように、この系は特殊な場合を除いて、戦略の数が均衡に至るわけではない。そこで 10,000 ターンの経過で十分とみなした。

なお、上述したように、D と S は、二戦略だけを考えるならばどちらも資源を分割しようとするので区別がつかない。そこで以下では、D または S のどちらかを採用した集団の数を  $m_{D+S}$  として表す。

次に、 $(q, v/c)$  の値を、それぞれ  $0.1 \leq q \leq 0.1 \times 2^9 (= 51.2)$ 、 $0.2 \leq v/c \leq 2$  の範囲で  $10 \times 10 = 100$  用意し、それぞれの  $(q, v/c)$  について 10,000 ターンの計算を 30 回ずつおこなった（ただし  $q$  は log スケールで変異させている）。図 4 は各  $(q, v/c)$  について、 $m_H$ 、 $m_B$ 、 $m_{D+S}$  の平均

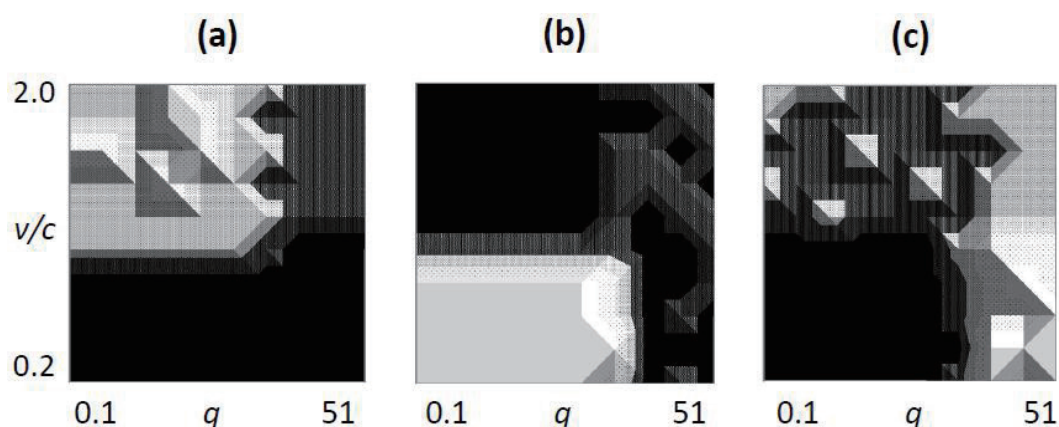


図4.  $(q, v/c)$ における各戦略を採用する集団数の平均値。横軸が $q$ 、縦軸が $v/c$ 、各座標の色合いが集団数の平均値。色が黒いほど0に、白いほど100になる。(a) $m_H$ 、(b) $m_B$ 、(c) $m_{D+S}$ 。

値を示したものである。この図から分かるように、多くの集団が H を採用するのは  $v/c$  の値が大きく  $q$  の値が小さいとき、多くの集団が B を採用するのは  $v/c$  の値が小さく  $q$  の値が小さいとき、そして多くの集団が D または S を採用するのは  $q$  の値が大きいとき、付け加えて  $v/c$  が小さいときは、その傾向が顕著になる。

ここまで示した結果は、上述したように、一次元の線分上で資源が発生するという仮定に基づいたものである。一次元ではなく二次元（円または正方形で世界を表現した）の場合、また集団が線分（二次元の場合は円ないし正方形）の外に出られない場合についても考え、同様の分析をおこなった。冗長になるため図では示さないが、定性的に同じような結果が得られた。つまり今回の結果は、空間構造の仮定に影響を受けない頑強なものであるとすることができる。

#### 4. 考察

本報告書では、集団間で資源をめぐる争う設定のもとに、どのような戦略を多くの集団が採用するか、つまり集団間関係はどのような状態へと進化するかを、資源価値 ( $v/c$ )、資源分布係数 ( $q$ ) を独立変数とすることで分析した。

集団間の相互作用がランダムなとき、資源価値の大きさが 4 戦略の頻度に与える影響については、Horiuchi (2012) が報告済みである。Horiuchi (2012) は、資源価値が低いときはほとんどのエージェントが B を採用し、その状態が安定に推移すること、資源価値が高いときはほとんどのエージェントが D または S を採用するが、ときおり H や B を採用した集団が急速に増えることを示した。ただし Horiuchi (2012) はエージェント間の相互作用が完全にランダムであり、資源へのアクセスにおける非対称性や空間構造は踏まえていない。本研究において  $q$  を 0 として、さらに  $Z$  の大きさを十分に大きくしたものと、おおむね一致すると言える。本モデルでは、相対的に D または S が採用される頻度が低いものの、定性的には似た結果となっている。

それに対し、 $q$  が大きい、つまり資源が線分の中心に局所的に分布する場合については、Horiuchi (2012) の分析対象になっていない。資源分布係数  $q$  が大きいとき、D または S を多くの集団が採用し、その状態がかなり安定であることが本研究によって初めて明らかにされた。とくに D は他の戦略に侵入される脆弱な戦略である。D を採用する集団が一定数いつづけるという結果は驚くべきものである。

このような驚くべき結果が生じる理由は何故か。資源分布係数  $q$  が大きい場合、つまり資源が線分上の中心にのみ現れるような場合、資源の発見者となる集団はほぼ一つに限定されてくる。図 5 が示すように、 $q$  が 20 という大きな値のときは、ある一つの集団が 50 回出現する資源の過半数について発見者となっている。いっぽう、侵入者が誰になるかはランダムなままである。資源発見者となるその集団は、相当な回数、侵入者との資源争奪



をおこなうことになる。こうなると、すべての侵入者に対して資源分割を呼びかける  $D$  が有利になる。じっさい、侵入者が  $D$ 、 $B$ 、 $S$  を採用しているならば、平和裏に資源の分割が可能になるのである。資源発見回数を 2 で割った回数 $\times v$  の利得が、そのターンの資源発見者のものとなる。おそらくは全 100 集団中、最大の利得をあげることになるだろう。

| (a)    |       |       | (b)    |       |       |
|--------|-------|-------|--------|-------|-------|
| 資源発見回数 | 該当集団数 | 累計資源数 | 資源発見回数 | 該当集団数 | 累計資源数 |
| 32     | 1     | 32    | 7      | 1     | 7     |
| 5      | 1     | 5     | 3      | 2     | 6     |
| 2      | 1     | 2     | 2      | 8     | 16    |
| 1      | 11    | 11    | 1      | 21    | 21    |
| 0      | 86    | 0     | 0      | 68    | 0     |
| 計      | 100   | 50    | 計      | 100   | 50    |

図5. 各ターン50回の資源出現のうち、ある集団が資源発見者となった回数と該当する集団数、その事例で発見された累計資源数(資源発見回数 $\times$ 該当集団数)を示す。(a)  $q = 20$ 、(b)  $q = 0$ 。

$D$  を採用している資源発見者は、侵入者が  $H$  を採用している場合、一方的に搾取されることになる。たまたま侵入者の多くが  $H$  を採用していると、当の資源発見者の利得は下がってしまい、場合によっては最低利得者となって消滅する可能性もあるだろう。そこで新たに線分中心の近くに位置し、資源発見者の立場になった集団が  $H$  を採用した場合を考えてみる。その他の集団が  $D$ 、 $B$  を採用しているならばコスト無しに資源を独占し続けることができる。しかし資源発見者は高い利得を上げ続けるために、同じ戦略を採用する娘集団を半径  $Z$  以内に量産することになる。こうなると、 $H$  同士の戦いが頻発することとなり、結局は  $H$  を採用することは不利となってしまふ。とくに  $v/c$  が低いときは、 $H$  を採用し続けることが割に合わない。いっぽう発見者が  $S$  を採用している場合と  $D$  を採用している場合とでは、侵入者が  $H$  以外の戦略を採用している限り見分けがつかない。それゆえランダム浮動で  $D$  と  $S$  は相対的に増えたり減ったりする。もし発見者が  $S$  を採用しているならば、侵入者が  $H$  を採用していると、資源をめぐる互いに暴力的に争うことになる。また発見者が  $B$  を採用しているとき、侵入者が  $S$  を採用しているとやはり資源をめぐる暴力的な争いが起こる。こういう効果のために、 $q$  が大きく、かつ  $v/c$  が小さいとき、 $H$  や  $B$  は増えにくいのである。

本モデルの結果が交替劇当時、どのようなプロセスで集団間交流が始まったかについて、以下のような示唆を与える。新人は、石器製作に当たり、黒曜石、サヌカイトなど、ある場所でしか得ることのできない材を好んで利用していた。資源を獲得するために数百キロ

メートルにもおよぶ移動をおこなったとされている (Glascocock et al. 2011)。たしかに鋭利で美しい石器を制作するために、それらの材は必要であろう。だが、産出地の近くにいる、本モデルでいう発見者に該当する集団にとって、その材は暴力的に独占するほどのものでもない。なぜならば、産出地では、いくらでもその材は見つかるからである。材の性質上、また定住もままならない当時において、自分たちが石器をつくるより遥かに多くの材を所有する必要も無い。つまりもし、交替劇当時の新人が遠くまで探しに行く材が、黒曜石やサヌカイトのように、ある場所ではしか産出しない、しかしそこに行けばいくらでも得られるような材であるならば、 $q$  は大きく、かつ  $v/c$  は小さいことになる。こうした材を新人が求めるようになった結果、見知らぬ集団間の平和裏な資源分割（沈黙交易のようなもの）が支配的になる。それが集団間交流の原初的な形態となったのではないだろうか。

だが本モデルが明らかにできることには限界がある。そもそもなぜ、新人は黒曜石・サヌカイトなどの資源を、わざわざ遠くの道のりを経てまで探す旅をするようになったのだろうか。本モデルは、材の長距離探索をするという、新人の突飛な行動を前提としてモデルを組み立てているのであり、長距離探索をする理由そのものを問うことはできない。それ以外の動物では見られない、ある場所ではありふれた材を遠くまで探しに行くという、新人特有の行動が進化した原因を問うためには、数理モデルだけでなく、他の研究分野からのアプローチも必要になる。異分野との共同研究があつてこそ、あらためて数理モデル研究が交替劇解明のために担当すべき領域も明らかになっていくだろう。

## 引用文献

- Adler DS, Belfer-Cohen A, Bar-Yosef O (2006) Between a rock and a hard place: Neanderthal-modern human interactions in the southern Caucasus. In: Conrad NG (ed.) Neanderthals and Modern Humans Meet, pp. 165-187. Kerns Verlag.
- Aoki K, Wakano JY, & Feldman MW (2005) The emergence of social learning in a temporally changing environment: a theoretical model. *Current Anthropology* 46, 334-340.
- Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.
- Axelrod R (1984) *The Evolution of Cooperation*. Basic Books.
- Bar-Yosef O (2002) The Upper Paleolithic revolution. *Annual Review of Anthropology* 31, 363-393.
- Conkey MW (1980) The identification of prehistoric hunter-gatherer aggregation sites: the case of Altamira. *Current Anthropology* 21, 609-630.
- Gamble C (1999) *The Paleolithic Societies of Europe*. Cambridge University Press.
- Glascocock MD, Kuzmin YV, Grebennikov AV, Popov VK, Medvedev VE, Shewkomude IY, & Zaitsev NN (2011) Obsidian provenance for prehistoric complexes in the Amur River basin (Russian

- Far East). *Journal of Archaeological Science* 38, 1832-1841.
- Grierson PJH (1903) *The Silent Trade*.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Hill K, Barton M, & Hurtado AM (2009) The emergence of human uniqueness: characters underlying behavioral modernity. *Evolutionary Anthropology* 18, 187-200.
- Horiuchi S (2008) High population density promotes the evolution of ownership. *Ecological Research* 23, 551-556.
- Horiuchi S (2012) Emergence and persistence of communities, analyses by means of a revised hawk-dove game. *理論と方法* 27, 299-306.
- 堀内史朗 (2012) 「集団間交流が文化蓄積速度に与える影響」青木健一編『交替劇』No.2 : 61-71. 研究項目 B01 班 2011 年度研究報告書.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Marx K (1867). *Capital*, Volume I.
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- Mellars P (1989) Major issues in the emergence of modern humans. *Current Anthropology* 30, 349-385.
- Nakahashi W (2013) Evolution of improvement and cumulative culture. *Theoretical Population Biology* 83, 30-38.
- Olson M (1965) *The Logic of Collective Action*. Harvard University Press.
- Ostrom E (1990) *Governing the Commons: the Evolution of Institutions for Collective Action*. Cambridge University Press.
- Powell A, Shennan S, & Thomas MG (2009) Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Rossano MJ (2009) Ritual behavior and the origins of modern cognition. *Cambridge Archaeological Journal* 19, 243-256.
- Shennan S (2001) Demography and cultural innovation: a model and its implications for the emergence of modern human culture. *Cambridge Archaeological Journal* 11, 5-16.
- Wakano JY, Kawasaki K, Shigesada N, & Aoki K (2011) Coexistence of individual and social learners during range expansion. *Theoretical Population Biology* 80, 132-140.
- Zilhão J (2007) The emergence of ornaments and art: an archaeological perspective on the origins of “Behavioral modernity”. *Journal of Archaeological Research* 15, 1-54.

## **The effects of resource distribution on the origin of inter-group communication**

Shiro Horiuchi

Shibaura Institute of Technology

Abstract: This study tries to elucidate the origin of inter-group communication on the modern humans, by constructing an agent-based model. The model assumes four strategies, Hawk, Dove, Bourgeois, and Sharing, following previous studies. The model shows that agents more likely adopt Dove or Sharing strategies and share resources with strangers, if resources appear at locally restricted areas and the value of holding resources is low comparing with the cost of battle for the resources. Since the modern humans traveled long distances for locally but abundant productive resources, such as obsidians or sanukites, they could have started primitive inter-group communications, under prevalence of the Dove or Sharing strategies, predicted by the present model.



# 文化進化速度と異文化交流

中橋 渉

明治大学先端数理科学インスティテュート

## 1. はじめに

本稿は基本的に、RNMH シリーズに投稿した英文論文の日本語訳になる。ただもちろん、直訳ではなく、さらには論文投稿後に分かった知見なども取り入れ、いろいろと文章を付け加えたり削ったりした。

旧人（ネアンデルタール以外の古代人も含む）と新人の交替劇を考える上で注目すべきは、両者の石器伝統の変化の仕方である。新人出現以前の石器伝統の文化進化速度は極めて緩やかである。ホモ・エレクトスのアシュール伝統は 100 万年以上にわたってほとんど変化がなく、これは「想像を絶する単調さ（Jelinek 1977）」とすら称される（ただ実際には、ある程度は時代変化がみられる：Beyene 2013）。また、ネアンデルタールのムスティエ伝統も、数十万年に渡ってほとんど変化がなかった（Akazawa et al. 1998）。その一方で、ホモ・サピエンスの文化は、ヨーロッパでは後期旧石器時代以降（Bar-Yosef 2002）、アフリカでは中期石器時代以降（McBrearty & Brooks 2000）、頻繁に変化するようになった。ただし、アフリカの中期石器時代の文化変化に関しては、地域差の方が大きく、変化速度はそこまで加速していないという指摘もある（門脇 2013a）。

巨視的に見れば以上のとおりであるが、交替劇の起こった時期（移行期）に注目すると、問題は簡単ではなく、世界各地で異なった文化変化パターンが見られる。ここで、移行期文化として考える文化は、新人旧人の交替劇の起こった時期の文化をさす。担い手が新人であるか旧人であるかは、化石証拠の乏しさや遺跡における層序の混乱から判然としない場合も多い点に注意が必要である。

アフリカでの移行期の文化変化は以下のとおりである。まず、解剖学的現代人は 20 万年前ごろに現れた。これは、25-30 万年前に始まった中期石器時代と関連するともいわれる（McBrearty & Brooks 2000）。しかし、8.5 万年前以前までは、現代人的と言える文化はぼつぼつと現れては消えてを繰り返した。8.5 万年前以降になってようやく文化進化が加速し始めるが、アフリカ内でも地域差がある（門脇 2013b）。

ヨーロッパでは、4.5 万年前ごろに新人が侵入し、速やかに拡散した（Mellars 2011）。そして、芸術の爆発と称される文化の劇的な変化が新人に起こった。すなわち、いくつかの種類の芸術活動はヨーロッパで他地域に先駆けて起こった。ネアンデルタールの存在が刺激となったためではないかと考えている研究者もいる（Pike et al. 2012; Balter 2012 に概説）。



また一方で、ネアンデルタールもサピエンスから高度な文化を学習したと考えられている (Hublin et al. 2012)。

アジアでは、新人の小規模の侵入が 7.4 万年前以前 (内陸ルート)、あるいは 6 万年前ごろ (沿岸ルート) にあったとも考えられているが、大規模な侵入は 4-5 万年前ごろに起こった (Appenzeller 2012 に概説)。アジア地域の化石証拠の乏しさから、ヨーロッパに比べてアジアでの新人拡散のプロセスを追うのは難しい。文化変化に関しては、シベリアや東アジアでは、劇的ではなく漸進的な変化であったと指摘されている (長沼 2013; 加藤真 2013; 長井 2013)。

これらの移行期における文化変化を考える上で重要なのが、新人と旧人の文化交流である。新人と旧人に遺伝的交流があったことが示唆されており (Shimada et al. 2007; Green et al. 2010; Reich et al. 2010; Meyer et al. 2012)、このことから当然文化交流もあったと推察される。晩期のネアンデルタールの文化変化に新人との文化交流の影響も見て取れる (Hublin et al. 2012)。しかしながら、数理モデルを用いた先行研究で、学習能力の異なるグループ間の文化交流を考慮したものはなかった (構造化された集団での文化進化の研究はあったが : Lehmann et al. 2010; Kobayashi & Wakano 2012)。これは先行研究のモデルにおける数学的な仮定に原因がある (Henrich 2004; Kobayashi & Aoki 2012)。そこで、異集団間の文化交流を考えることの出来る新たなモデルを構築し、解析した。なお、本稿は数理モデルの非専門家向けのものであるので、モデルの解析に関する詳細については今後投稿予定の別稿に譲る。

## 2. モデル

図 1 がモデルの概略になる。文化形質は実数値であらわされ、成熟した個体は必ず 1 つ文化形質を持つ (図の個体の頭の中の数字)。新しく生まれた個体は、親世代の複数の個体  $k$  人から文化形質を社会学習する ( $k \geq 2$ )。そして、社会学習した文化形質周辺の文化を探究的に個体学習する。その探究のばらつきを  $\phi^2$  とする。図では探究を正規分布状に行うようになっているが、その仮定は必要なく、平均が変わらない (左右対称) ならよい。こうして学習した文化形質を、ある判断基準に沿って判定し、最終的に採用する文化形質を決定する。ここで、判断基準はすべての個体で同じで、弱い方向性のある選好であるとする。すなわち、文化形質値  $z$  の文化が採用される相対確率を、

$$w(z) = 1 + az \tag{1}$$

とする ( $a$  は小さい : 文化形質にかかる淘汰が弱い)。この時、ある個体  $i$  の成熟段階での文化形質値の期待値は

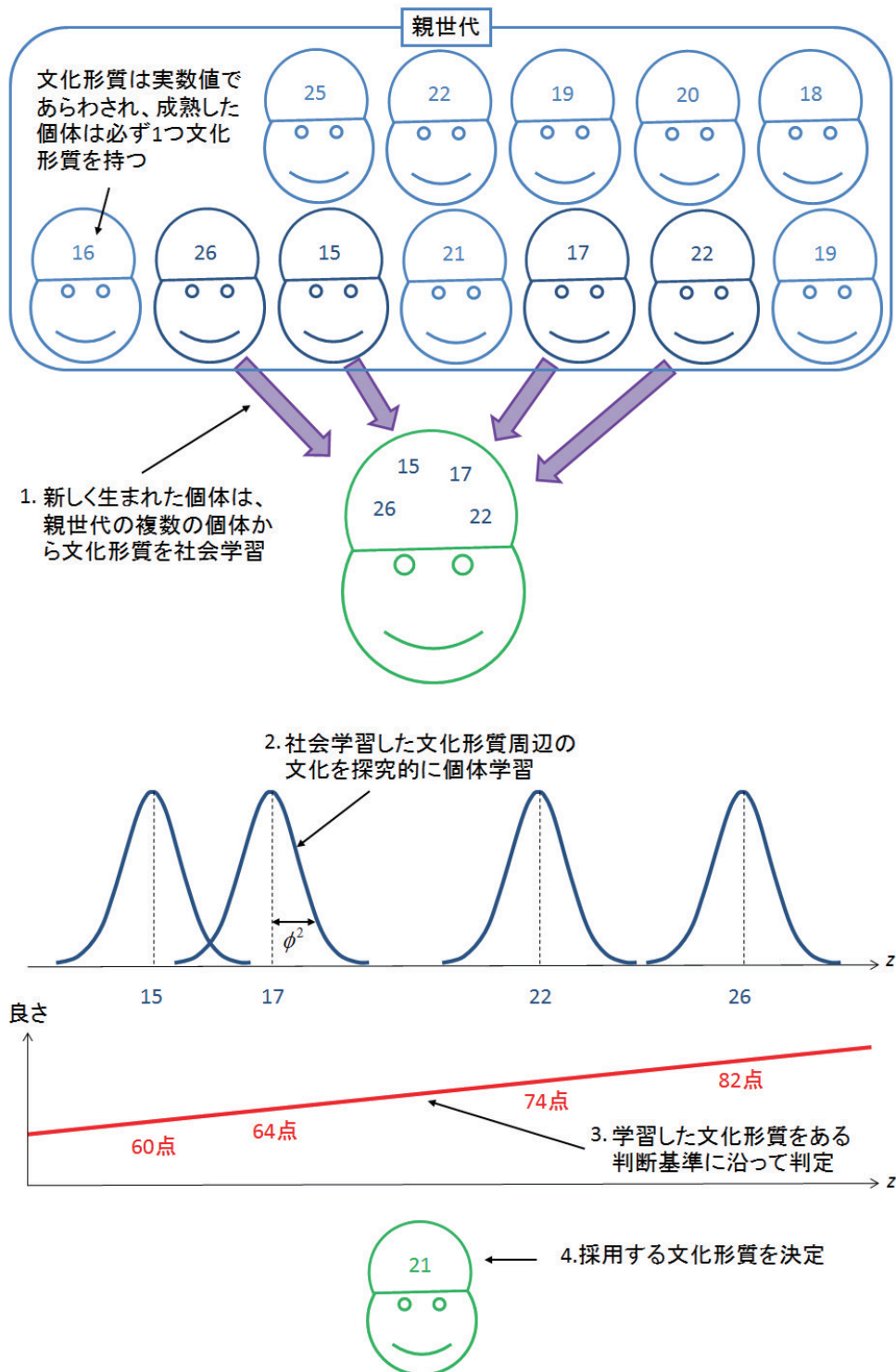


図1. モデルの概略

$$E(z'_i) = \bar{z}_i + \frac{s_i^2 + \phi^2}{1/a + \bar{z}_i} \quad (2)$$

となる。ここで、 $\bar{z}_i$  と  $s_i^2$  は学習対象として選択された親世代個体たちの文化形質値の平均と分散である。とりあえず、学習対象者はランダムに選ばれるとすると、親世代の文化形質値の集団平均と集団分散が  $\bar{z}$  と  $\sigma^2$  のとき、 $E(\bar{z}_i) = \bar{z}$  と  $E(s_i^2) = \frac{k-1}{k} \sigma^2$  となるので、淘汰が弱い ( $a\sigma \ll 1$ ) 場合、集団の文化形質値の平均値の期待値は

$$E(\bar{z}') = \bar{z} + \frac{\sigma^2(k-1)/k + \phi^2}{1/a + \bar{z}} \quad (3)$$

となる。よって、集団の文化形質値の平均値の1世代あたりの変化量の期待値は、

$$\Delta\bar{z} = E(\bar{z}') - \bar{z} = \frac{\sigma^2(k-1)/k + \phi^2}{1/a + \bar{z}} \quad (4)$$

となる。本稿ではこの値を文化進化速度と定義する。この式から、親世代の文化形質値の平均と分散が文化進化速度に影響することがわかる。

次に、定常状態での集団の文化形質分散を考えよう。淘汰が十分弱く、集団サイズが十分大きいとき、集団分散は各個体の探究的個体学習によって増え、以下に述べる社会学習にかかるバイアスによって減る（なお、集団サイズを  $N$  とすると、集団分散はサンプリングの効果で  $(N-1)/N$  倍に減るが、この効果は  $N$  が大きければ無視できる）。人間には極端な文化形質をとるのを避ける傾向があり、これが集団分散を減らす要因となるだろう。この傾向は、学習進化の先行研究ではしばしば同調伝達としてモデルに組み込まれるが

(Henrich & Boyd 1998; Nakahashi 2007; Wakano & Aoki 2007; Nakahashi et al. 2012)、本稿では Boyd & Richerson (1985) によって提唱されたブレンド作用でこれをモデル化する。

各個体は確率  $q$  で ( $0 < q < 1$ ) 社会学習した文化形質の荷重平均をとる（ブレンドする）。すると、ブレンドした個体の成熟文化形質の分散は  $\sigma^2/k$  となるので、成熟段階での集団の文化形質分散は、

$$\sigma'^2 = q \frac{\sigma^2}{k} + (1-q)(\sigma^2 + \phi^2) \quad (5)$$

となる。定常状態では  $\hat{\sigma}^2 = \sigma'^2 = \sigma^2$  なので、定常分散は

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{k}{k-1} \cdot \frac{1-q}{q} \phi^2 \quad (6)$$

である。これを (4) 式に代入すると、定常文化進化速度は、

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{1/a + \bar{z}} \cdot \frac{\phi^2}{q} \quad (7)$$

となる。すなわち、文化進化速度は、探究的個体学習の幅 ( $\phi^2$ ) が大きく、文化形質にかかる淘汰 ( $a$ ) が強く、ブレンドする確率 ( $q$ ) が低い場合に早くなる。言いかえると、各個体が広く色々な事を試す創造性を持ち、正確にどの文化形質が良いかを判断でき（強い直接バイアス）、あまり集団平均に引っ張られないとき、文化は速く進化する。これは高い個体学習能力が速い文化進化をもたらすという点で Aoki et al. (2011) 及び Kobayashi & Aoki (2012) と同じ結果である。

さて、このモデルは人類の文化進化に影響すると考えられる様々な要素を導入するのに便利である。まず、親からの伝達（垂直伝達）を考えよう。この場合、両親から学習する ( $k=2$ ) なら、結果に変わりはない。しかし片親からのみ文化を受け継ぐ場合 ( $k=1$ )、

(4) 式から、 $\Delta \bar{z} = \frac{\phi^2}{1/a + \bar{z}}$  となり、集団分散は関係なくなり、文化進化速度は遅くなる。

次に、文化類縁度の影響を考えよう。上記の基本モデルでは、社会学習対象者は親世代からランダムに選ばれるとしていた。しかし現実には、集団が分集団に分かれているなどすると、似た文化形質を持つ個体を学習対象に選びやすくなるなどするだろう。任意の学習対象個体 2 人 ( $j$  と  $h$ ) の文化形質値の類縁度（相関）を  $R$  としよう ( $R = \text{Corr}(z_j, z_h)$  ;

Boyd & Richerson 1985)。学習対象個体の文化形質値の分散は

$$E(s_i^2) = \frac{k-1}{k} (1-R) \sigma^2 \quad (8)$$

となる。ブレンドした個体の成熟文化形質の分散は  $\frac{1+R(k-1)}{k} \sigma^2$  となるので、成熟段階での集団の文化形質分散は、

$$\sigma'^2 = q \frac{1+R(k-1)}{k} \sigma^2 + (1-q)(\sigma^2 + \phi^2) \quad (9)$$

となる。よって定常分散は

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{1}{1-R} \cdot \frac{k}{k-1} \cdot \frac{1-q}{q} \phi^2 \quad (10)$$

となり、定常文化進化速度は

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{1/a + \bar{z}} \cdot \frac{\phi^2}{q} \quad (11)$$

となる。すなわち、学習対象者間の文化類縁度は定常文化進化速度に影響しない。この結果は、文化進化速度を考える場合に社会構造の違いなどを考慮しなくてもよいことを示唆する。無論、人類における社会構造の進化は人類学の一大問題であり（Nakahashi & Horiuchi 2012）、またネアンデルタールとサピエンスの集団構造の違いも重要な問題である。

今度は、一対多伝達（教師）を考えよう。基本モデルではすべての個体が次世代の学習対象者となりうると仮定されていたが、人類社会では一部の個体（教師）だけが次世代に文化を伝えるということがありうる。教師の人数を  $T$  としよう。教師の文化形質値の平均が集団平均と等しいとすると、これは分散  $\frac{T-1}{T} \sigma^2$  を持つ教師集団から学習対象を選ぶという状況になる。この時、学習対象者の文化形質分散は

$$E(s_i^2) = \frac{k-1}{k} \cdot \frac{T-1}{T} \sigma^2 \quad (12)$$

となるので、成熟文化形質の分散は

$$\sigma'^2 = q \frac{T-1}{T} \cdot \frac{\sigma^2}{k} + (1-q) \left( \frac{T-1}{T} \sigma^2 + \phi^2 \right) \quad (13)$$

となり、定常文化形質分散は

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{Tk(1-q)}{k + (T-1)(k-1)q} \phi^2 \quad (14)$$

となるため、定常文化進化速度は

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{1/a + \bar{z}} \left( 1 - \frac{(1-q)k}{k + (T-1)(k-1)q} \right) \frac{\phi^2}{q} \quad (15)$$

となる。すなわち、文化進化速度は教師の数が減るにしたがってわずかに減少するが、これは教師の数がある程度多ければほぼ無視できる程度である。極めて少数のカリスマが学習対象となる場合には影響が現れるが、そのようなことは旧石器時代においては考えなくてもよいだろう。すなわち、一対多伝達は文化進化速度に本質的に影響しない。この結論は、Lycett & Gowlett (2008) の主張とは対照をなすが、Aoki et al. (2011) と同様である。ただしここで注意しなければならないのは、一部の個体が教師となるということが文化進化速度に影響しないというわけではない、ということである。すなわち、もしスペシャリストが教師として選ばれる傾向があるなら (Pigeot 1990)、文化進化は加速する。これは、教師を選ぶ際の直接バイアスが文化進化速度に大きく影響するということである (本モデルで  $a$  が大きくなるのに対応する)。言いかえると、教師効果は、一対多という文化伝達の構造によって文化進化を加速させるのではなく、より優れた個体が教師となるという直接バイアス効果によって、文化進化を加速させる。

ではさらに、条件依存探究の効果を考えよう。基本モデルでは探究の幅はどんな条件でも一定であるとしていた。しかし、人間には、学習対象者の文化形質のばらつきが大きいほど、広く探究するという傾向があるだろう。すなわち、みんなが似たようなことをしていれば自分でいろいろ試すことはせず (例えば、他者が皆同じことをしていればそれを単に真似してしまう ; Asch 1955)、みんながばらばらのことをしていれば自分でも色々な事を試すだろう。そこで、探究の幅を  $rs_i^2 + \phi^2$  としよう。 $r$  が学習対象者のばらつきの影響で、これが大きいほど学習対象者に合わせて探究の幅を広げるということになる。 $r=0$  なら基本モデルと同じである。このとき、集団の成熟文化形質分散は

$$\sigma'^2 = q \frac{\sigma^2}{k} + (1-q) \left( \sigma^2 + r \frac{k-1}{k} \sigma^2 + \phi^2 \right) \quad (16)$$

となる。 $r > \frac{q}{1-q}$  のとき、集団分散と文化進化速度は無限大に発散する。 $r < \frac{q}{1-q}$  の



とき、定常文化形質分散は

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{k}{k-1} \cdot \frac{1-q}{q-r(1-q)} \phi^2 \quad (17)$$

となり、定常文化進化速度は

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{1/a + \bar{z}} \cdot \frac{\phi^2}{q-r(1-q)} \quad (18)$$

となる。すなわち、探究の幅が学習対象者の文化形質のばらつきに強く影響を受ける（ $r$  が大きい）ほど、文化進化速度は速くなる。

最後に、社会学習のエラーを考えよう。Henrich（2004）や Kobayashi & Aoki（2012）では、社会学習に伴うエラーによって、社会学習によって獲得される文化形質値の平均は学習対象者の文化形質値の平均よりも低くなると考えられていた。そこで社会学習のエラー  $\varepsilon$  をモデルに導入すると、平均文化形質値の期待値は

$$E(\bar{z}') = \bar{z} - \varepsilon + \frac{\sigma^2(k-1)/k + \phi^2}{1/a + \bar{z}}. \quad (19)$$

となる。分散に関しては基本モデルと同じであるので、定常文化進化速度は

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{1/a + \bar{z}} \cdot \frac{\phi^2}{q} - \varepsilon \quad (20)$$

となり、文化形質値は

$$\hat{\bar{z}} = \frac{\phi^2}{q\varepsilon} - \frac{1}{a} \quad (21)$$

に収束する（基本モデルでは文化形質値は増加し続ける）。すなわち、文化レベルは社会学習能力が高い（ $\varepsilon$  が小さい）ほど、また個体学習能力が高い（ $\phi^2$  と  $a$  が大きい）ほど高くなる。これは Nakahashi（2013）で指摘されていたことと同じである。

## 3. 二集団の文化交流

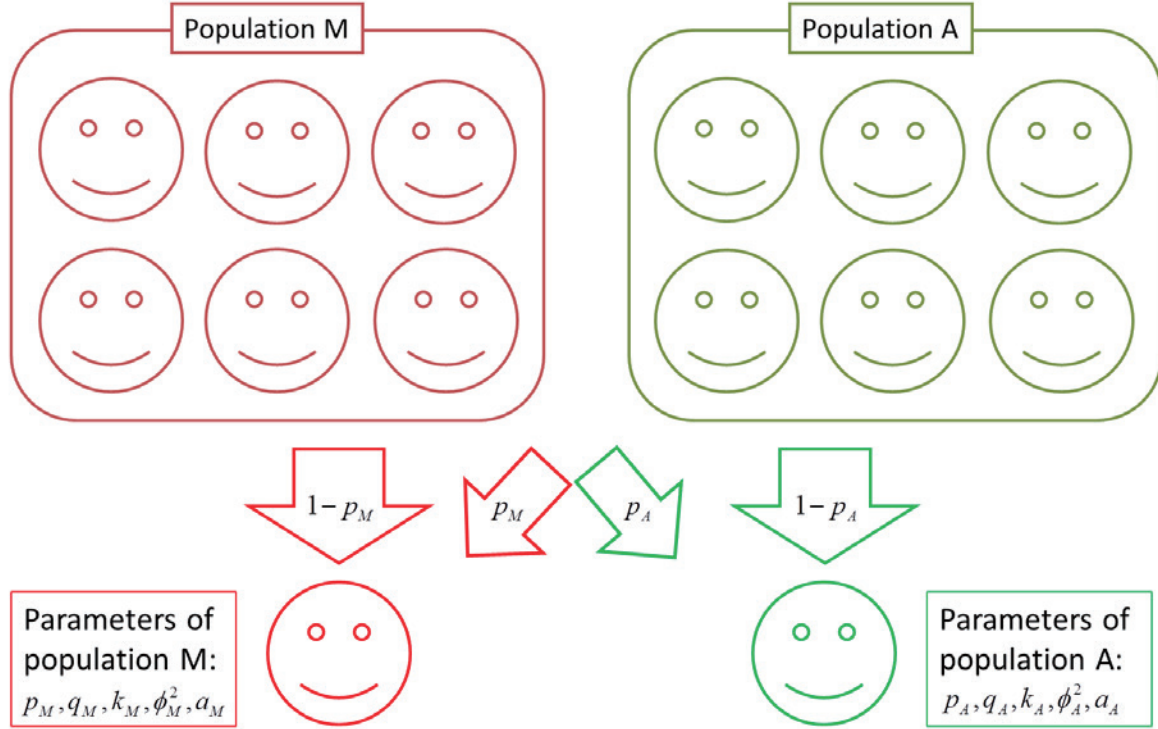


図2. 二集団が文化交流するモデル

上記のモデルは単一集団での文化進化を考えていた。しかし2集団以上が文化交流する場合の文化進化速度こそが考えたい問題である。モデルでは集団の文化形質値の分布に何の仮定も置かれていないので（弱い淘汰の仮定以外）、ある集団が他の集団と出会って文化的に交流した場合を簡単に考慮することができる（遺伝的交流はないとする）。平均  $\bar{z}_M$ 、分散  $\sigma_M^2$  を持つ集団 M が 平均  $\bar{z}_A$ 、分散  $\sigma_A^2$  を持つ集団 A と出会ったとしよう。集団 M の個体が社会学習対象を選ぶとき、確率  $p_M$ （交流の規模）で集団 A から対象を選ぶとすると、集団 M は平均  $(1-p_M)\bar{z}_M + p_M\bar{z}_A$ 、分散  $(1-p_M)\sigma_M^2 + p_M\sigma_A^2 + p_M(1-p_M)(\bar{z}_M - \bar{z}_A)^2$  の学習対象母集団を持つことになる。集団 A に関しても同様である。図2のようにパラメータを設定すると、以下の式のように集団 M と集団 A の文化形質値の平均と分散の世代変化を追うことができる。

$$\bar{z}'_M = (1-p_M)\bar{z}_M + p_M\bar{z}_A + \frac{[(1-p_M)\sigma_M^2 + p_M\sigma_A^2 + p_M(1-p_M)(\bar{z}_M - \bar{z}_A)^2](k_M - 1)/k_M + \phi_M^2}{1/a_M + (1-p_M)\bar{z}_M + p_M\bar{z}_A} \quad (22a)$$

$$\sigma'^2_M = (q_M/k_M + 1 - q_M)[(1-p_M)\sigma_M^2 + p_M\sigma_A^2 + p_M(1-p_M)(\bar{z}_M - \bar{z}_A)^2] + (1-q_M)\phi_M^2 \quad (22b)$$

$$\bar{z}'_A = (1-p_A)\bar{z}_A + p_A\bar{z}_M + \frac{[(1-p_A)\sigma_A^2 + p_A\sigma_M^2 + p_A(1-p_A)(\bar{z}_M - \bar{z}_A)^2](k_A-1)/k_A + \phi_A^2}{1/a_A + (1-p_A)\bar{z}_A + p_A\bar{z}_M} \quad (22c)$$

$$\sigma_A'^2 = (q_A/k_A + 1 - q_A)[(1-p_A)\sigma_A^2 + p_A\sigma_M^2 + p_A(1-p_A)(\bar{z}_M - \bar{z}_A)^2] + (1-q_A)\phi_A^2 \quad (22d)$$

この式を利用して、新人集団と旧人集団の文化交流の状況をいくつかシミュレーションした（図 3-5）。これらのシミュレーションでは、簡単のため、新人集団は旧人集団よりも高い学習能力を持ち、遺伝交流はないとした。結果の詳しい解釈は本稿の次節に委ね、ここでは数学的に興味深い点を取りあげる。図 4 で、新人の文化進化速度が、旧人との交流によって加速している。では、どのような条件下で、このような文化爆発が起こるだろうか。

この問題を数学的に扱うため、集団 M と集団 A の最初の段階の分散は同じ、1 回（1 世代）だけ文化交流があった、淘汰は十分弱い、と仮定する。また、以下では集団 M に関するパラメータの添え字の M は省略する。このとき、集団 A の最初の段階の形質平均を  $\bar{z}-g$  とすると、文化交流によって集団 M は平均  $\bar{z}-pg$ 、分散  $\sigma^2 + p(1-p)g^2$  の学習対象母集団を持つこととなる。ではどのような条件でこの集団が、文化交流を行わなかった場合の集団、すなわち平均  $\bar{z}$ 、分散  $\sigma^2$  の学習対象母集団を持つ集団に比べて文化レベルが上回るだろうか。

弱い淘汰によって、 $\frac{1}{1/a + \bar{z}} \approx a$  が保たれているとする。この時、文化交流のあった集団となかった集団の分散の差は  $p(1-p)g^2$  なので、(4) 式と(22a) 式から、交流のあった集団の方がなかった集団よりも

$$\frac{p(1-p)g^2(k-1)/k}{1/a + \bar{z}} \approx ap(1-p)g^2 \cdot \frac{k-1}{k} \quad (23)$$

だけ、文化淘汰によって文化レベルがより上昇する。そして(5) 式と(22b) 式から、次世代での分散の差は

$$(1-q + \frac{q}{k})p(1-p)g^2 \quad (24)$$

に減少する。最終的に、交流のあった集団の方がなかった集団よりも

$$ap(1-p)g^2 \cdot \frac{k-1}{k} \cdot \sum_{i=0}^{\infty} (1-q + \frac{q}{k})^i = \frac{ap(1-p)g^2}{q} \quad (25)$$

だけ、文化淘汰によって文化レベルがより上昇する。これが最初の段階で交流のあった集団となかった集団にあった文化形質値の差  $pg$  を上回るのは、

$$a(1-p)g > q. \quad (26)$$

の場合である。すなわち、(26) 式が満たされるとき、交流のあった集団の平均文化形質は最終的に交流のなかった集団を上回る。つまり、文化爆発は、新人と旧人の文化差 ( $g$ ) が大きく、交流の規模 ( $p$ ) が小さく、ブレンド傾向 ( $q$ ) が弱く、文化形質の淘汰 ( $a$ ) が強い場合に起こる。この条件は実は弱い淘汰の仮定  $ag \ll 1$  を満たさないが、個体ベースシミュレーションによって、上記の条件の場合に文化爆発が起こりうることが示唆されている（本稿では割愛する）。

#### 4. 考察

本稿ではまず、単一集団を考えた場合に文化進化速度に影響する要素を調べた。その結果、各個体が幅広く探究的個体学習する場合（高い創造性）、正確に文化形質の良さを判定できる場合（強い直接バイアス）、集団平均にあまり頼らない場合、2 個体以上を参照する場合、社会学習した文化形質のばらつきに応じて自分でも探究の幅を広げる場合、そして社会学習能力が高い（エラーが小さい）場合に文化進化速度が速くなることがわかった。社会学習対象者の人数、集団サイズ、学習対象者の文化形質の類縁度、一対多伝達（教師）の構造などはほとんど文化進化速度に影響しない。言いかえると、文化進化速度は主に学習能力によって決定される。これは無論、いくつかのモデルの仮定によるのだが、文化形質間の良さの程度がほとんど変わらず（弱い淘汰）、集団サイズが十分大きい場合、学習能力が文化進化速度を決定する主要因であることは確かである。なお、集団サイズが非常に小さい場合には、集団サイズと社会学習対象者の人数も文化進化速度に影響することが示されているが、本稿では省略する。

この結果は、集団サイズと社会学習対象者の人数が文化進化速度に強く影響するという先行研究の結果と異なる（Henrich 2004; Kobayashi & 2012）。これは、先行研究では、各個体は社会学習対象者の中で最も良い文化形質を持つ個体から必ず学習するという仮定があったことによる。すなわち、淘汰が極めて強く、これが本研究の仮定と異なる。どの文化形質が良いかがどの個体にも容易に判断できるような状況では、先行研究の仮定は妥当だろう。しかし現実には、どの文化形質が良いか、必ずしも判然としないことも多い。状況

によってどの文化形質が良いかが変わるようなことも多く、何が最良かを判断するのは容易ではない。そのような状況では、極端なものを避け、平均的なものに依存する傾向もあるだろう。本研究のモデルは、このような状況に良く当てはまる。すなわち、集団サイズや社会学習対象の人数が文化進化速度に影響するのは、集団サイズが小さいか、文化形質の良さが明白な場合である。

次に、2種の集団、新人と旧人が文化交流する状況を考えた。そして、両者の文化レベルの差が大きく、交流規模が小さく、ブレンド傾向が弱く、淘汰が強い場合に文化爆発が起こることを示した。言いかえると、各個体が、極端に劣った文化形質を持つ個体を少数

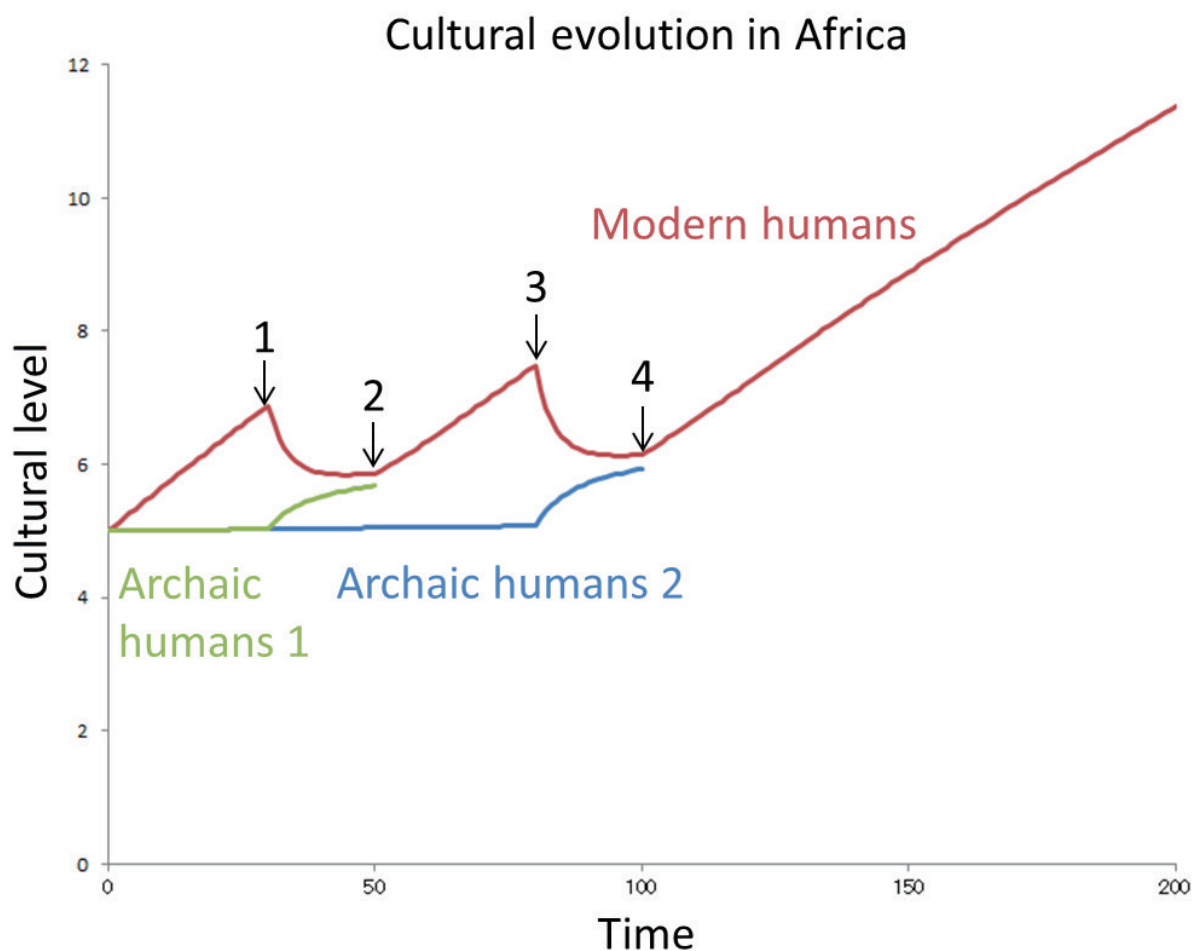


図3. アフリカの文化進化のシナリオ. イベント1: 旧人集団1との文化交流開始. イベント2: 旧人集団1絶滅. イベント3: 旧人集団2との文化交流開始. イベント4: 旧人集団2絶滅.

観察するような状況では、それが「反面教師」となり、集団の文化レベルが上がる。一方で、各個体が、少し劣った文化形質を持つ個体をたくさん観察するような状況では、それ



が「腐った林檎」となり、集団の文化レベルを下げる。これは直観的には以下のように説明できるだろう。文化レベルの差が小さいと、どちらが良いのかははっきりしないので、文化交流によって劣った文化が混ざってしまい、文化レベルが下がる。文化レベルの差が大きいと、何が駄目なのかがむしろはっきりし、そのような方向性の文化をとらないようになることで文化進化が加速する。

そしてこれをもとに、新人と旧人が文化交流する状況をいくつか想定し、シミュレーションした（図 3-5）。ここでは、新人が旧人より高い学習能力を持ち、新人旧人間で遺伝的交流はないとした。図 3 はアフリカでの文化進化のシナリオを表している。ある時点（時刻 0）で新人集団が高い学習能力を持ったと仮定してある。本稿では、なぜ新人でのみ高い学習能力が進化したかは考えない（この問題は Nakahashi 2010 及び Nakahashi 2013 で論じられている）。すると、新人では高い学習能力によって、低い学習能力を持つ旧人（アフリカ内のホモ・ハイデルベルゲンシスもしくは行動学的に現代的でない初期ホモ・サピエンス）よりも高度な文化が生まれてくる。しかし、新人集団が広がるなどして、文化レベルの低い旧人集団と文化交流が起きると、その低いレベルの文化が流入する。これが腐った林檎となり、交流のある旧人集団が絶滅するまで、新人集団の文化進化は停滞する。このようなことがアフリカ各地で何度も起こったとすると、様々な地域で新奇文化が現れては消えてを繰り返したという考古学的状況が再現される。学習能力の低い旧人集団がアフリカからほとんどいなくなってからようやく、新人集団の文化進化が本格的に加速する。すなわち、中期石器時代のアフリカの新人の文化進化速度が当時の旧人と大差ないことが指摘されているが（門脇 2013a）、仮に新人集団で学習能力の上昇が早い時期に起こっていたとしても、学習能力の低い集団との文化交流の影響で、巨視的に見た場合の文化進化速度が大差ないようになることはありうる。実際、行動の可変性に関して、新人はその誕生時から現代人と変わらないという指摘もある（Shea 2011）。また、萌芽的ないわゆる現代人的行動（この概念には様々な批判もあるが）の証拠はアフリカでは 10 万年前以前に遡るが（McBrearty 2012 に概説）、ヨーロッパではせいぜい 5 万年前ごろにまでしか遡らない（Pike et al. 2012; Zilhão et al. 2010）。これは、その頃の新人の一部が旧人より既に何らかの意味で高い学習能力を持っていたことを示唆するだろう。

図 4 はヨーロッパでの文化進化のシナリオを表している。新人は長い間ヨーロッパに進出しなかったので、ヨーロッパ侵入時に既に新人の文化はある程度高くなっていたと考えられる。どこでオーリニャック文化が生まれたかには議論があるが。すなわち、新人がヨーロッパに侵入した段階で、新人と旧人の文化レベルに大きな差があっただろう。こうなると、旧人の文化は新人にとって反面教師として働きうる。ゆえに、他地域で文化発展した新人集団に比べて、ヨーロッパに侵入した新人集団で高度な文化が先に現れたとも考えられる。言いかえると、ネアンデルタールとの文化交流が新人のヨーロッパでの文化爆発の原因となった可能性がある。また一方で、晩期のネアンデルタールも、新人との文化交



流によって、シャテルペロン文化のような高度な文化を生み出したと考えられる。

図5はアジアでの文化進化のシナリオを表している。初期の新人の小規模侵入が、まだ文化レベルの低い時期に起こったとすると、在来の旧人との文化交流は腐った林檎として働いたことだろう。その後、新人の大規模侵入が起こったとすると、彼らは初期に移入した新人集団の子孫と文化交流したことだろう。そうすると、両者の文化のレベル差は小さく、やはり文化交流は腐った林檎として働いただろう。このような状況では、ヨーロッパのような飛躍的文化進化は起きない。言いかえると、アジア地域への新人の断続的な侵入が、アジアの漸進的な文化進化をもたらしたと考えられる。

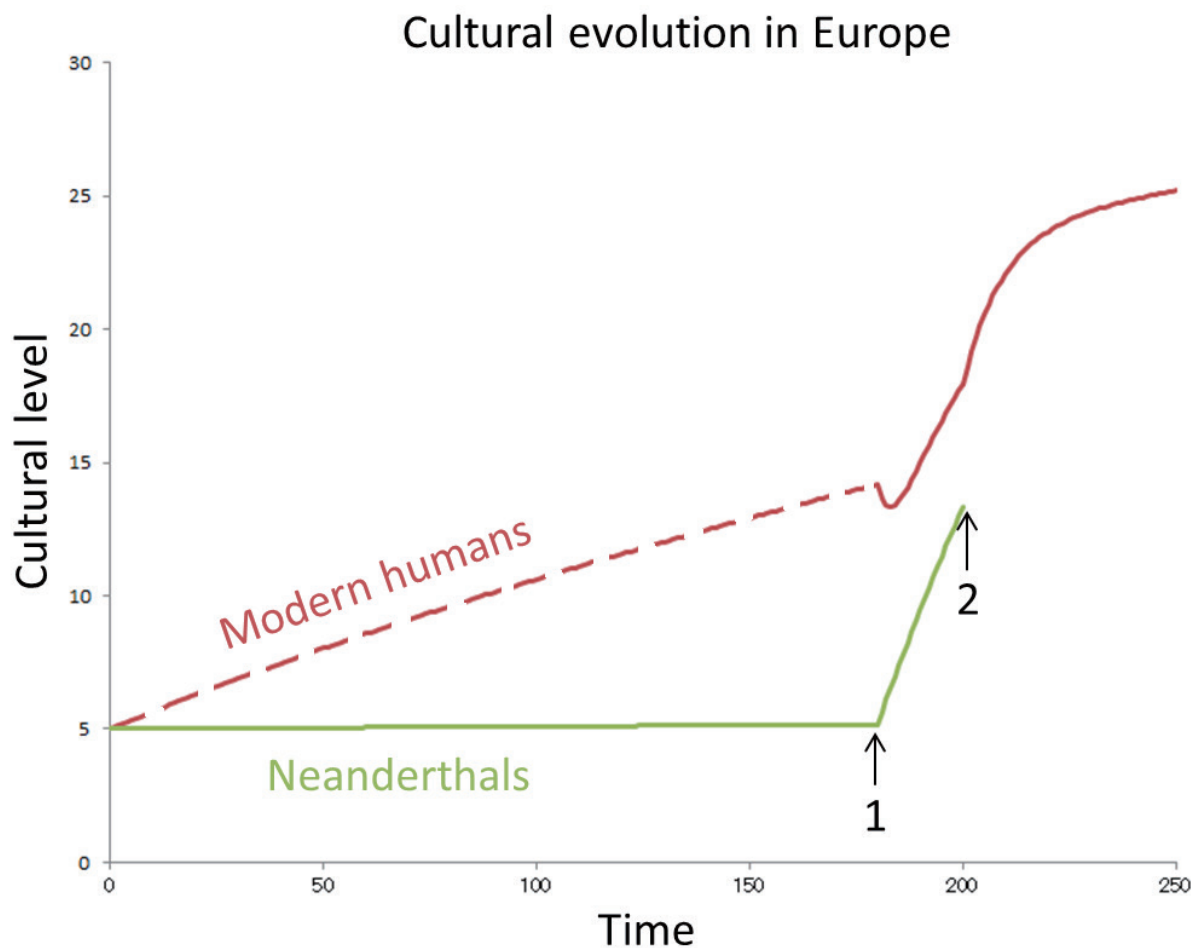


図4. ヨーロッパの文化進化のシナリオ. イベント1: 新人集団のヨーロッパ侵入. イベント2: 旧人集団絶滅.

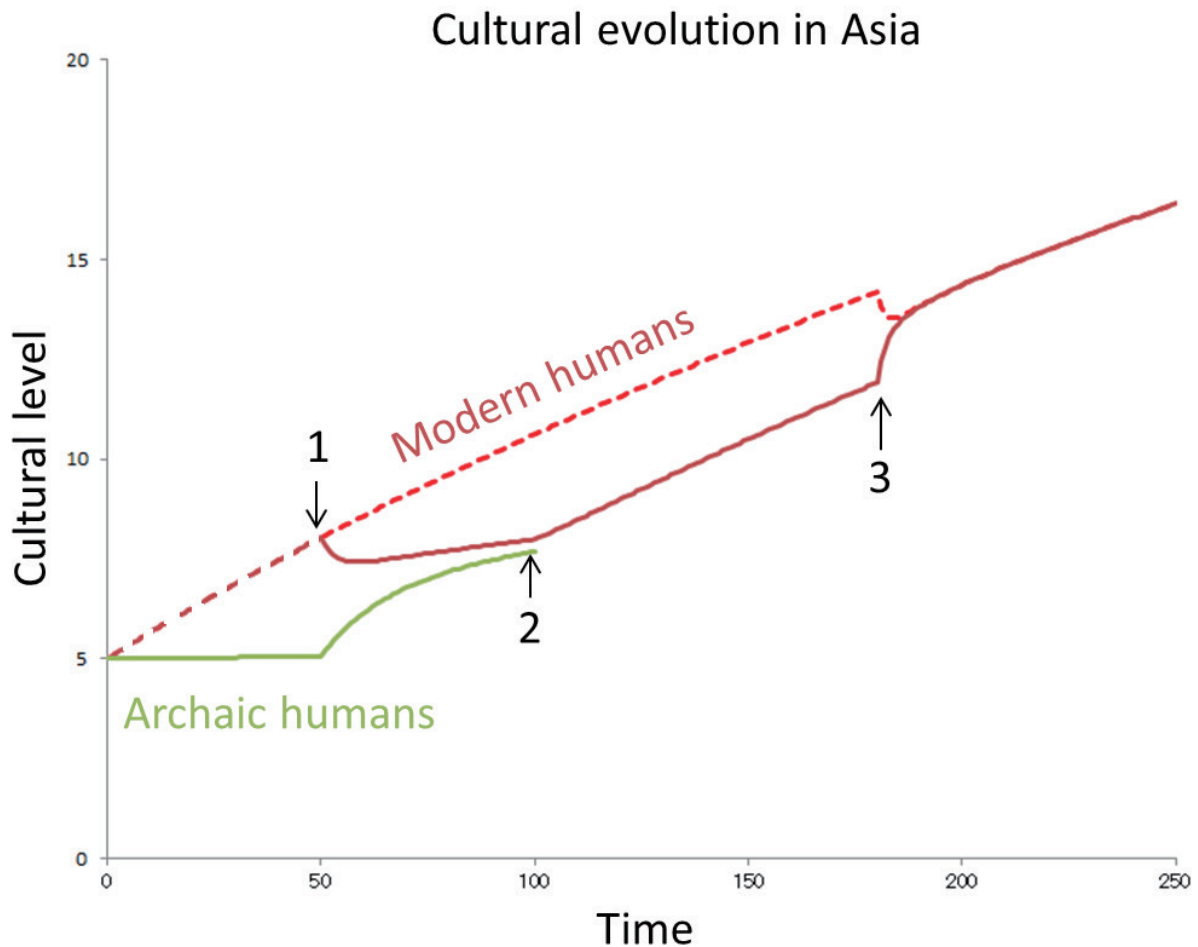


図5. アジアの文化進化のシナリオ。イベント1：新人集団の第一波の侵入。イベント2：旧人集団絶滅。イベント3：新人集団の大規模侵入。

上記の世界各地域での文化進化シナリオは無論かなり単純化されたものであるが、移行期の文化進化を考える上で新人と旧人の文化交流を考える重要性は伝わったことと思う。数理モデルから、文化交流が腐った林檎として働くことも反面教師として働くこともあるということが示された。すでに説明したように、文化交流が反面教師として働くのは、新人集団が大きく文化レベルの劣る旧人集団とわずかに文化交流した場合である。ヨーロッパで起こった新人の芸術の爆発の原因に関して、旧人との間の緊張関係が原因ではないかとも言われているが、旧人の文化レベルが低く、文化交流がわずかだったと考えれば、そのような緊張関係を考えなくても芸術の爆発は説明できる。もし、緊張が高まったことが原因だとすれば、なぜ文化爆発が芸術に起こり、武器などの直接闘争に有効な道具に起こらなかったのかの説明は困難である。また遺跡証拠から、ネアンデルタールの人口がサピエンスに比べて少なかったであろうことから (Mellars & French 2011)、緊張関係もそれほ

ど強くなく、交流も少なかったことが想定される。遺伝証拠から、ヨーロッパでの新人と旧人の混血はほとんどなかったことが示唆されており（Green et al. 2010）、これも両者の交流が少なかったことを支持する。多少の議論はあるが、新人のヨーロッパ侵入前、ネアンデルタールはほとんど芸術を持っていなかったと考えられている。一方、サピエンスはアフリカにいた段階で既に、顔料やビーズなど、芸術に関わる文化を持っていた。ゆえに、芸術分野における両者の文化差は極めて大きく、ネアンデルタールの文化が反面教師として働き、新人の芸術の爆発がもたらされたのであろう。

この新しい観点は、芸術の爆発を考えると、新人とネアンデルタールの間の特別な関係を考える必要がないことを示唆する。実際、ヨーロッパのネアンデルタールと新人の間で、他地域の旧人と新人の間とは異なった関係性があったことを示す証拠は乏しい。新人の各地域への拡散過程の違いだけによって、各地域の移行期文化の変化パターンの違いが説明される。最節約的な考えを重視すると、各地域での文化変化パターンにそれぞれ特別な事情を考えるよりも、本研究で示されたような一般的な文化変化メカニズムで可能な限り説明する方が良いだろう。

まとめよう。本研究の数理モデルから、アフリカ、ヨーロッパ、アジアでの異なった移行期文化の変化パターンを、それぞれの地域での新人の異なった拡散過程と新人旧人の文化交流だけで説明可能である。アフリカおよびアジアでは、旧人との文化交流は腐った林檎として働き、ヨーロッパでは反面教師として働いたのかもしれない。数理モデルから、大きな文化差がある集団とわずかに交流すると文化の爆発がもたらされるが、ヨーロッパのネアンデルタールとサピエンスの関係性はその条件を満たしていた可能性がある

## 引用文献

- 加藤真二（2013）考古学から見た中国における旧人・新人交替劇. 西秋良宏（編）ホモ・サピエンスと旧人―旧石器考古学から見た交替劇 pp. 129-142. 六一書房.
- 門脇誠二（2013a）アフリカにおける初期ホモ・サピエンスの文化多様性と「交替劇」への新たな展望. 米田穰（編）ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：学習能力の進化に基づく実証的研究. 第6回研究大会要旨集.
- 門脇誠二（2013b）アフリカと西アジアの旧石器文化編年からみた現代人的行動の出現パターン. 西秋良宏（編）ホモ・サピエンスと旧人―旧石器考古学から見た交替劇 pp. 21-37. 六一書房.
- 長井謙治（2013）朝鮮半島における旧人・新人「交替劇」. 西秋良宏（編）ホモ・サピエンスと旧人―旧石器考古学から見た交替劇 pp. 143-160. 六一書房.
- 長沼正樹（2013）中央アジアにおける旧石器編年と旧人・新人交替劇. 西秋良宏（編）ホモ・サピエンスと旧人―旧石器考古学から見た交替劇 pp. 73-92. 六一書房.

- Akazawa T, Aoki K., & Bar-Yosef O (1998) Neandertals and Modern Humans in Western Asia. Plenum Press, New York.
- Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology* 79, 192-202.
- Appenzeller T (2012) Eastern odyssey. *Nature* 485, 24-26.
- Asch SE (1955) Opinions and social pressure. *Scientific American* 193, 31-35.
- Balter M (2012) Early dates for artistic Europeans. *Science* 336, 1086-1087.
- Bar-Yosef O (2002) The Upper Paleolithic revolution. *Annual Review of Anthropology* 31, 363-393.
- Beyene Y, Katoh S, WoldeGabriel G, et al. (2013) The characteristics and chronology of the earliest Acheulean at Konso, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110, 1584-1591.
- Boyd R, & Richerson PJ (1985) *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Henrich J, & Boyd R (1998) The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and Human Behavior* 19, 215-241.
- Hublin J-J, Talamo S, Julien M, et al. (2012) Radiocarbon dates from the Grotte du Renne and Saint-Césaire support a Neandertal origin for the Châtelperronian. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109, 18743-18748.
- Jelinek AJ (1977) The Lower Paleolithic: Current evidence and interpretations. *Annual Review of Anthropology* 6, 11-32.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution* 66, 1624-1635.
- Lehmann L, Feldman MW, & Kaeuffer R (2010) Cumulative cultural dynamics and the coevolution of cultural innovation and transmission: an ESS model for panmictic and structured populations. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 2356-2369.
- Lycett SJ, & Gowlett AJ (2008) On questions surrounding the Acheulean tradition. *World Archaeology* 40, 295-315.
- McBrearty S (2012) Sharpening the mind. *Nature* 491, 531-532.

- McBrearty S, & Brooks A (2000) The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39, 453-563.
- Mellars P (2011) The earliest modern humans in Europe. *Nature* 479, 483-485.
- Mellars P, & French JC (2011) Tenfold population increase in western Europe at the Neandertal-to-modern human transition. *Science* 333, 623-627.
- Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, et al. (2012) A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 338, 222-226.
- Nakahashi W (2007) The evolution of conformist transmission in social learning when the environment changes periodically. *Theoretical Population Biology* 72, 52-66.
- Nakahashi W (2010) Evolution of learning capacities and learning levels. *Theoretical Population Biology* 78, 211-224.
- Nakahashi W (2013) Evolution of improvement and cumulative culture. *Theoretical Population Biology* 83, 30-38.
- Nakahashi W, & Horiuchi S (2012) Evolution of ape and human mating systems. *Journal of Theoretical Biology* 296, 56-64.
- Nakahashi W, Wakano JY, & Henrich J (2012) Adaptive social learning strategies in temporally and spatially varying environments. *Human Nature* 23, 386-418.
- Pigeot N (1990) Technical and social actors flintknapping specialists and apprentices at Magdalenian Etiolles. *Archaeological Review from Cambridge* 9, 126-141.
- Pike AWG, Hoffmann DL, García-Díez M, et al. (2012) U-series dating of Paleolithic art in 11 caves in Spain. *Science* 336, 1409-1413.
- Reich D, Green RE, Kircher M, et al. (2012) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468, 1053-1060.
- Shea JJ (2011) *Homo sapiens* is as *Homo sapiens* was. *Current Anthropology* 52, 1-35.
- Shimada MK, Panchapakesan K, Tishkoff SA, Nato AQ Jr, & Hey J (2007) Divergent haplotypes and human history as revealed in a worldwide survey of X-linked DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 687-698.
- Wakano JY, & Aoki K (2007) Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd revisited. *Theoretical Population Biology* 72, 504-512.
- Zilhão J, Angelucci DE, Badal-García E, et al. (2010) Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 1023-1028.

## **Cultural evolutionary speed and cultural interaction**

Wataru Nakahashi

Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences, Meiji University

Abstract: In order to investigate different cultural changing patterns between modern and archaic humans, I create a new model of cultural evolution. I show that when we consider one isolated population, cultural evolutionary speed increases when individuals have higher creativity to explore wider cultural traits, accurately judge the utility of cultural traits (strong direct bias), do not strongly rely on the population mean, increase the exploring range according to the variety of socially learned cultural traits (condition dependent exploring), and make smaller error in social learning. The number of exemplars, population size, relatedness (similarity) of cultural traits in exemplars, and one-to-many (teacher) transmission have little effect on cultural evolutionary speed provided population size is large. Next, I study the effect of cultural interactions between modern and archaic humans. I show that different cultural changing patterns of Africa, Europe, and Asia around 20,000-200,000 years ago can be explained by difference in dispersal processes of modern humans between regions. Cultural interaction sometimes functions as the rotten apple and sometimes as the negative exemplar of how not to behave. The artistic explosion in Europe can be explained by the negative exemplar effect of Neanderthals.





# ヨーロッパにおける交替劇をシミュレーションで 理解する：気候変動、文化進化、地形の役割に注目して

小林 豊

東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻

## 0. 概要

なぜネアンデルタール・サピエンスの交替劇は起きたのか。これは人類考古学における最大の謎である。気候変動の重要性を主張する研究者もいれば、競争排除の役割を強調する研究者もいる。本研究では、これら双方と関連する以下のような一連の仮説を提唱する。(1) サピエンスが約4万年前にヨーロッパに拡散できたのは、平原で生きていく術を身に着けたからである。(2) 人類種の中でサピエンスだけがこれを成し遂げたのは、突出したイノベーション能力のおかげである。(3) 気候変動が原因となって、文化進化速度および文化多様性が爆発的に増加した。(4) ネアンデルタールがイベリア半島で例外的に長く存続したのは、半島が氷河期における樹木のリフュージになっていたからである。(5) ネアンデルタールがその他の地域で急速に消失したのは、サピエンスの定着によって温暖期におけるネアンデルタールの再拡散が妨げられてしまったからである。シミュレーションによって、上記の(1)–(5)全ての仮説と矛盾のない形で交替劇が起こり得ることを示す。

## 1. 序論

ホモ・サピエンスは約20万年前に出現し、約4–3万年前に、当時ヨーロッパで支配的であったネアンデルタールに取って代わったと言われている。このネアンデルタール・サピエンス交替劇の理由は、人類考古学における最大の謎である。気候変動などの外的要因がネアンデルタール絶滅の主要因であろうと論じる研究者がいる一方で (Finlayson 2004; Finlayson & Carrion 2007)、サピエンスによる競争排除が重要な役割を果たしたと考える研究者もいる (Shea 2003; Banks et al. 2008; Hortola & Martinez-Navarro 2012)。

近年、青木と共同研究者は、学習能力における両者間の生得的差異が交替劇と後期旧石器革命の潜在的要因の一つであろうと論じてきた (e.g. Aoki & Nakahashi 2008; Kobayashi & Aoki 2012)。彼らは、後期旧石器革命の直接的要因は、サピエンスの突出した個体学習能力であるとの見解を示している (学習仮説)。対照的に、Finlayson と

その共著者らは、気候変動の役割を強調している。彼らは、サピエンスの神経学的な改革ではなく、気候変動こそがネアンデルタール絶滅と当時の急激な文化的変化の主要因であると考える。ムステリアン遺跡の空間分布から推測される限り、当時のネアンデルタールの生息域は森林に限定されていたようである (Finlayson 2004; Finlayson & Carrion 2007)。オーリナシアン以降の石器インダストリは、ポータブルもしくは投擲可能なツール群が大きな割合を占めているので、おそらく開けた草原に適応するために発明されたのであろうと彼らは論じている。

明らかに、これらの仮説を直接検証することは不可能である。しかしながら、複数の (理想的には全ての) 観察を矛盾なく説明することができる仮説は、良い仮説と言える。交替劇にまつわる観察の中にはまだうまく説明できていないものが多いので、これらを仮説群の間接的検証に用いることができる。こうした観察の幾つかについてここで言及しておくのがよいだろう。第一に、サピエンスは約 10 万年前には出アフリカを成し遂げていたのに、約 4 万年前までヨーロッパに拡散することができなかったのはなぜか (Shea 2003)。第二に、文化的な複雑性と多様性は、交替劇の舞台である後期旧石器時代において爆発的な成長を示した。何がこの爆発を引き起こし、それは交替劇とどのように関わっているのだろうか？第三に、イベリア半島ではネアンデルタールが例外的に長く存続したようであるが、なぜだろうか (Zilhão 2000)？

本研究では、気候変動、種間競争、そして学習能力の生得的差異が全て同様に重要であったとする立場をとる。この観点から、交替劇に関する次の一連の仮説を提唱する。(1) サピエンスがヨーロッパに広がったのは、彼らが平原で狩りをし、生業を営むための術を身に着けたからである。最初は、ネアンデルタールの存在が、当時ヨーロッパ北部に広がっていた平原にサピエンスが到達するのを妨げていたのであろう。そのため、平原に適応するための技術にはほとんど選択圧が働かず、サピエンスが平原に進出するまでに時間がかかってしまった。(2) サピエンスだけが平原で生きる術を身に着けることができたのは、彼らが突出したイノベーション能力をもっていたからである。(3) 気候変動が、文化進化速度と文化多様性を急激に増加させた。つまり、進化生態学の理論によると、遺伝的多様性は環境変動のもとで増加し得ることが知られており、同じメカニズムで文化多様性も増加し得る。(4) ネアンデルタールがイベリア半島で例外的に長期間存続したのは、半島が寒冷期における樹木のリフュージになっていたためである (Willis 1996)。重要なのは、サピエンスがすでに平原に適応してしまっていたということである。そのため、サピエンスはネアンデルタールが生息する半島に入っていくことができなかった (あるいはただ関心を持たなかった)。(5) 半島以外の地域でネアンデルタールが急速に姿を消したのは、それらの地域をサピエンスが恒常的に支配してしまったためである。それ以前は、周期的に気温が下がって森林が後退するたびにネアンデルタールもリフュージに退避していた

が、温暖な時代には再び拡散できた。おそらくサピエンスは、恒常的にヨーロッパの高・中緯度地域を占有することで、この再拡散を妨げてしまったのであろう。

上の仮説（１）－（５）は自然であるかもしれないが、これらが互いに矛盾なくつながる保証はない。本研究では、気候変動、種間競争、学習能力の生得的差異の全てを考慮したシミュレーションモデルを構築する。このモデルにより、上の仮説（１）－（５）の全てと矛盾のない形で交替劇が起こり得ることが示される。本研究で特に関心があるのは、気候変動、文化の多様化、そして大陸の形が交替劇に与える影響である。本研究はまだ予備的段階にあり、さらなる改善と網羅的な解析を必要とする。しかしながら、予備的結果は、複数の要因が交替劇において重要な役割を果たした可能性をすでに示唆している。

## ２．方法

このモデルでは、 $80 \times 80 = 6400$  個のセルからなる正方格子を考える。格子の各セルは地表の一領域を表し、水域と陸域に分類される。陸域はさらに森林と平原に分類される（図 1）。森林と平原は必ずしも樹木の有無を表さない。これらは、例えば森林・平原特有の動物相に基づいて定義されていると考えてもよい。簡単のため、垂直座標と水平座標をそれぞれ緯度、経度と呼ぶことにしよう（緯度 0 および 79 は格子の南限および北限に対応する）。各陸域セルの植生状態は、他のセルと独立なマルコフ過程に従い時間とともに確率的に変化する。森林と平原の間の推移確率は、セルの温度に依存する。簡単のため、温度は緯度と時間に依存するが、経度には依存しないとする。緯度  $i$  における平原から森林への単位時間ステップあたりの推移確率は、 $\min\{1, a \exp[bT_i(t)]\}$  で与えられるとする。ここで  $a$  と  $b$  はそれぞれ正の定数であり、 $T_i(t)$  は緯度  $i$ 、時刻  $t$  における温度である。同様に、逆方向の推移確率は  $\min\{1, a \exp[-bT_i(t)]\}$  で与えられる。この推移確率のもとでは、高温地域は森林に、低温地域は平原になる傾向がある。温度  $T_i(t)$  は時間とともに変動する。簡単のため、温度は次の式に従って周期的に変動すると仮定する。

$$T_i(t) = T_{i,0} + A \sin(2\pi t / L) \quad (1)$$

ここで  $T_{i,0}$  は長期的平均気温、 $A$  は変動の振幅、そして  $L$  は周期である。温度  $T_{i,0}$  は緯度とともに線形に減少するとする。そのため低緯度、高緯度地域は、それぞれ森林、平原になりやすい。本論文では、 $T_{i,0} = -0.5(i-40)$  を仮定する。よって緯度 40 における平均気温はゼロになるが、この数字に本質的な意味はない。もし気候が安定なら

( $A=0$ )、森林と平原の境界（植生が遷移する区域）は概ね一定のところに留まる（図1）。一方で、もし気候が変動するなら（ $A>0$ ）、境界は、周期的に南北に移動する。

陸域における仮想的な二種の人類のダイナミクスを考える。簡単のため、これらをネアンデルタール、サピエンスと呼ぶことにする。バンドを集団の最小単位とし、バンド内の詳細は全て無視する。各陸域セルは植生状態に関わらず最大で  $N$  個のバンドを収容できる。それぞれのバンドは有限個の技術を持つことができ、この技術は、バンドの生存率に寄与する。これらの技術は例えば、狩猟道具を作るための技能や、環境特異的な資源を利用するための知識を意味する。各バンドは、最大で  $n$  個の森林型技術（森林で有用な技術）および  $n$  個の平原型技術（平原で有用な技術）を持つことができると仮定する。従って各バンドは最大で  $2n$  個の技術をもつことができ、そのうち半分は森林で、残りの半分は平原で有用である。一对の  $n$  次元二値ベクトルによってこれらの技術を表すことにし、それぞれ森林型技術ベクトルと平原型技術ベクトルと呼ぶことにする。技術ベクトルのそれぞれの要素は、ある技術の存在あるいは不在（それぞれ0と1）を表す。

毎タイムステップ、以下の一連の出来事が順に起こる。植生の確率的遷移、繁殖、バンドの死滅、技術のイノベーションと忘却である。植生遷移フェーズにおいては、各陸域の植生状態は、上に述べたマルコフ過程に従って遷移する。繁殖フェーズでは、それぞれのバンドは確率  $B$  で一つの娘バンドを生産する。母バンドは現在の位置に滞在する。娘バンドは、確率  $1-m$  で母バンドと同じセルに分散し、確率  $m/8$  で8個の近傍セル（ムーア近傍）のそれぞれに分散する。水域や格子の境界に分散したバンドは強制的に元のセルに戻されるとする。娘バンドは確率  $1-x/N$  で定着できる。ここで、 $x$  は分散していった先のセルに既に存在するバンドの数である。バンドは（位置バイアスを避けるため）ランダムな順番で繁殖する。

死滅ステージにおいては、それぞれのバンドは局所的な気温と技術状態に応じた死滅確率に従って死滅する。種  $S$  ( $N$  = ネアンデルタール、 $M$  = サピエンス) の植生状態  $V$  (森林もしくは平原)、緯度  $I$  における死滅確率は、次で与えられるとする。

$$D_{i,S,V} = \min \left\{ 1, D_0 \exp[c_S(T_i - \tau)] \left( 1 - e^{-\frac{k_V}{n}} \right) \right\}, \quad (2)$$

ここで  $D_0$  は正の定数、 $c_S$  は気温の直接的影響、 $k_V$  はバンドが有する植生  $V$  において有用な技術の数、 $e$  は技術が生存率に与える影響力、そして  $\tau$  は両方の種が等しい死滅確率を持つ気温である。簡単のため、 $c_N=0$  を仮定する。したがって、ネアンデルタールの死亡率は気温から直接影響を受けることがない。一方、 $c_S<0$  を想定す



る。従って、サピエンスは、寒冷地域においてより死にやすい。技術のイノベーションと忘却のステージでは、それぞれのバンドは確率的に技術を失う。簡単のため、ネアンデルタールは保守的で、絶対に技術を忘れないと仮定する。サピエンスは、現在使っている技術を絶対に忘れないが、不要な技術は忘れていく。すなわち、森林にいるときは平原の技術を、平原にいるときは森林の技術を忘れていく。忘却率は定数  $F$  で与えられるとする。技術の忘却は、技術ベクトルの要素が 1 から 0 になることで表現される。簡単のため、ネアンデルタールはイノベーション能力を持たないとする。サピエンスは有用な技術を確率  $I$  で発明するが(森林における森林型技術など)、不要な技術を発明することはない(森林における平原型技術など)。技術の獲得は、技術ベクトルの要素が 0 から 1 に変化することによって表現される。

ヨーロッパにおけるネアンデルタールとサピエンスの交替劇を再現するため、“Share the Global Map” Project のウェブサイト (<http://www.globalmap.org/english/index.html>) からダウンロードした地図を Mathematica ver. 8 で加工し、格子空間における陸域の分布を作成した。ネアンデルタールは初期状態で緯度 31 から 40 の間に密度 0.1 で分布させ、サピエンスは緯度 0 から 9 の間に同密度で分布させた。最初の 5000 タイムステップは、初期密度の影響を取り除くため、環境変動がないと仮定した。初期状態で全てのバンドは森林型技術を全て持っているが、平原型技術を全く持っていないと仮定した。

気候変動の重要性を探るため、次の三つのシナリオを比較する。(1) 第一のシナリオでは、気候が変動し、森林と平原の境界は周期的に南北に移動する。気温の振幅は、もっとも寒冷なとき森林の北端が地中海の北端にだいたい一致するように調整する(図 1 b)。(2) 第二のシナリオでは、気候は安定で温暖である。気温はシナリオ 1 における平均気温 ( $T_{i,0}$ ) と同じである(図 1 a)。(3) 第三のシナリオでは、気候は安定で寒冷である。気温は、森林の北端が地中海の北端に一致するように選んだ(図 1 b)。

### 3. 結果と考察

気候が変動するとき(シナリオ 1)、ネアンデルタール・サピエンスの交替は三つのフェーズを経て起こることが明らかになった(図 2、3 a)。第一のフェーズでは、サピエンスはレバント地方をゆっくりと北上していく(図 2 a)。サピエンスの分布はほぼ完全に森林に限定されているので、サピエンス集団のダイナミクスはあまり気候変動の影響を受けず、振幅が小さい(図 3 a)。一方で、ネアンデルタールは、急速な植生の遷移に影響を受け、集団サイズが大きく変動する(図 3 a)。第二のフェーズで



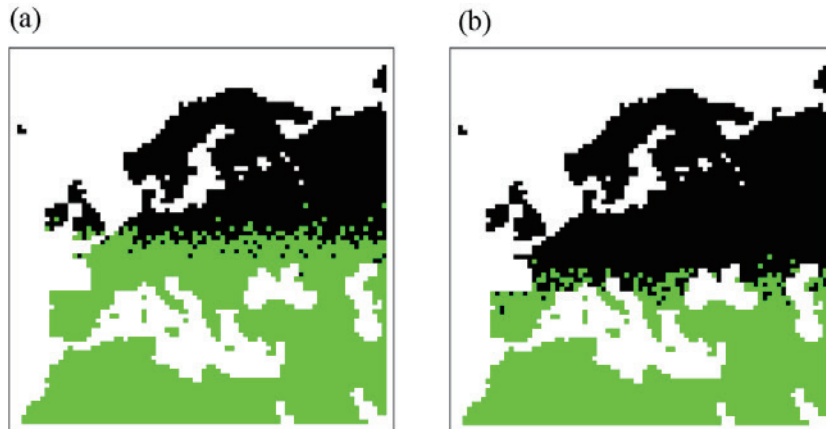


図 1. (a)シナリオ 2 (安定・温暖)および(b)シナリオ 3 (安定・寒冷)における森林の分布 (緑)

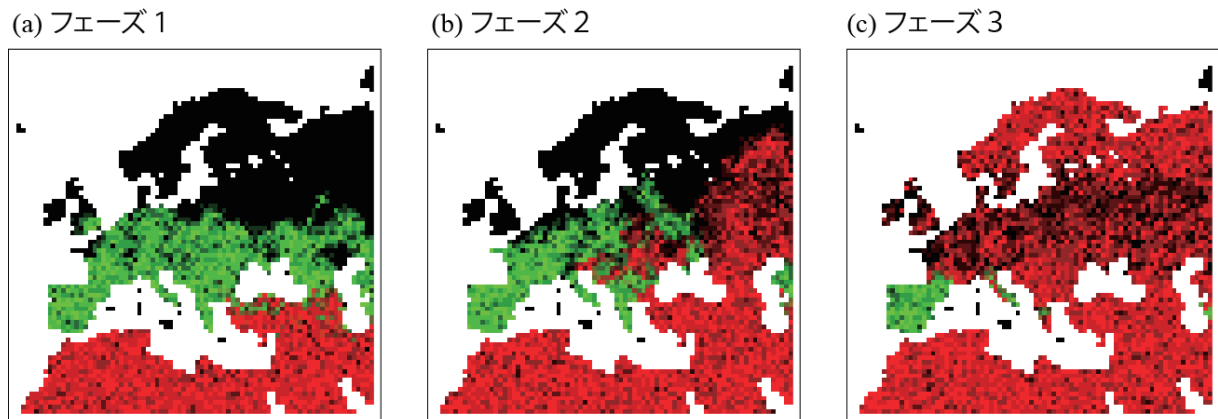
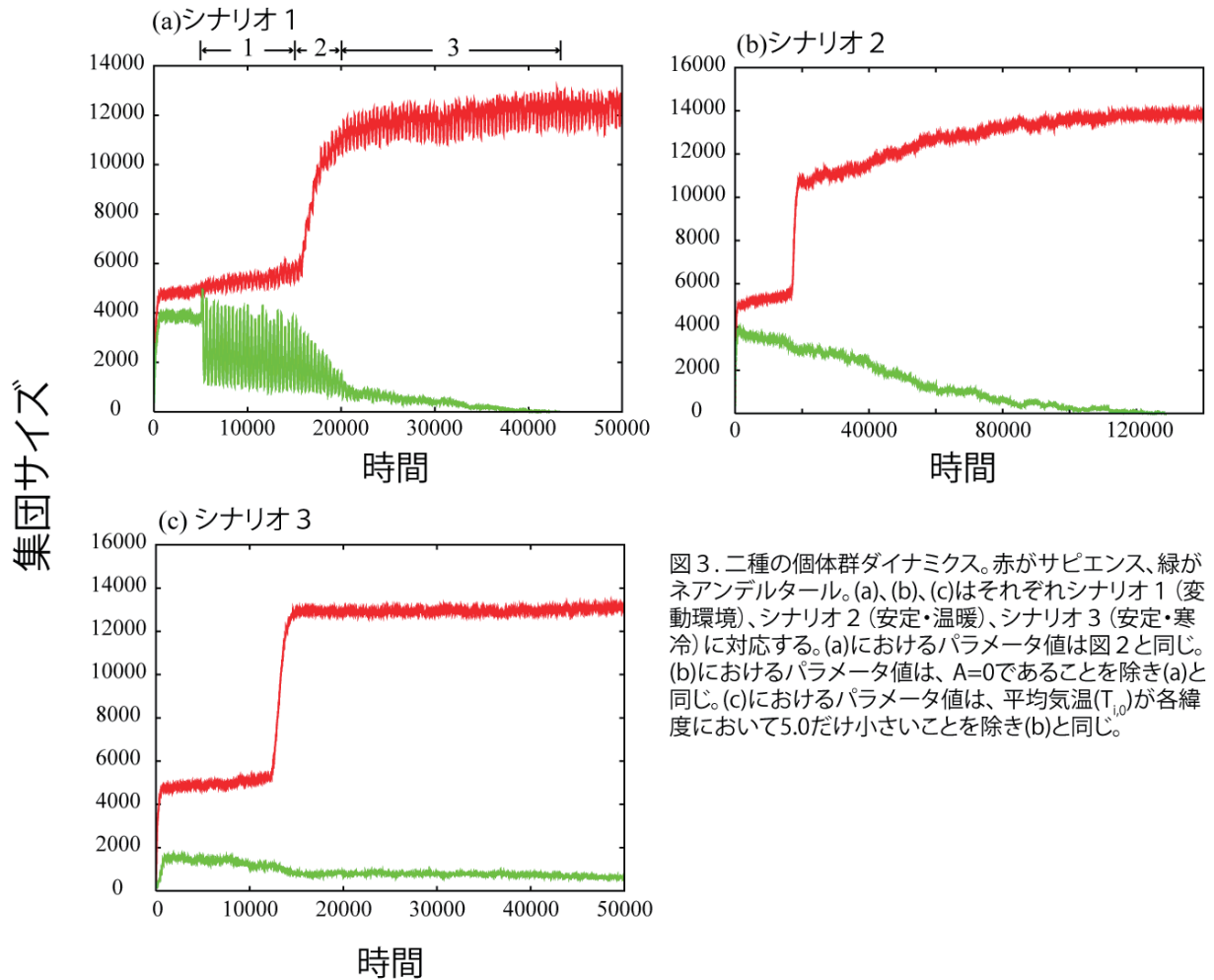


図 2. シナリオ 1 (変動環境)のフェーズ 1 (a)、フェーズ 2 (b)、フェーズ 3 (c)における二種の典型的な空間分布。A=10.0, T=400, a=0.001, b=0.7, B=0.05, l=0.0004, F=0.003,  $D_0=0.05$ , e=0.8, m=0.7,  $c_s=-0.01$ ,  $\tau=2.0$ , n=3, N=5。緑と赤はそれぞれネアンデルタールとサピエンスの密度が高いところを表している。黒と白はそれぞれ人類が存在しない陸域と水域を表す。

は、サピエンス集団の北端に位置する一部のサピエンスが何度か森林の消滅を経験するうちに平原型技術を獲得し、北部の平原に定着することに成功する (図 2 b)。これがきっかけとなり、中・高緯度地域においてサピエンス集団が爆発的に増加する (図 3 a)。中緯度地域では、サピエンスが森林型技術と平原型技術を交互に獲得・喪失する。技術の喪失と獲得は確率的に起こるため、異なる地域の文化は非同期的に変化していく。その結果、文化多様性は、環境変動のもっとも激しい中緯度地域において増大する (図 4 a)。中緯度地域へのサピエンスの拡散の結果、これらの地域からネアンデルタールは競争的に排除されてしまう。結果としてネアンデルタールは小さなリフュージ、つまりイベリア、イタリア、バルカン等の半島に閉じ込められてしまう (図 2 c)。第三のフェーズでは、これらのリフュージが徐々にサピエンスに侵入され、つ



いにはネアンデルタールが絶滅する (図 3 a)。

第三のフェーズは非常に長い時間続く傾向があるが、これは次のように説明できる。リフュージ、すなわち地中海の半島は恒久的に森林に覆われ、これらの地域のネアンデルタールは完全に森林に適応している。一方で、半島の入り口付近に住んでいるサピエンスは、定期的に平原に晒されるため、部分的にしか森林の生活に適応していない。そのため、なかなかネアンデルタールに占有された半島に入ってゆけないのである。さらには、リフュージの北端付近は気温が低く、サピエンスの生存率が比較的低い。シミュレーションの結果、他のリフュージに比べると、イベリアのリフュージが特に安定であり、サピエンスの侵入に最も時間がかかることが明らかになった。イタリア半島のリフュージも、シミュレーションによってはかなり安定であった。この結果は、ネアンデルタールの最後の遺跡が出土するのはイベリア半島である可能性が高いことを示唆しており、観察と一致する (Zilhão 2000; Zilhão et al. 2010)。

(a) シナリオ 1



(b) シナリオ 2



(c) シナリオ 3



図 4. サピエンスが平原に広がったあとの文化多様性。(a)、(b)、(c)はそれぞれシナリオ 1、2、3 の場合。パラメータ値は図 3 と同じ。三つの異なる森林型技術の密度が赤、緑、青で示されている。複数の技術が存在するところは、対応する色の混合により示されている。結果として、三つの技術が全てそろっているところは白く見える。平原の技術はまったく表示していない。

気候が安定でかつ比較的温暖な場合（シナリオ 2）、交替劇は生じるものの、シナリオ 1 とはかなり違った様相を示す。サピエンスは最初徐々に北上し、やがて平原に拡散を始める（図 3 b）。しかし、シナリオ 1 とは異なり、サピエンス集団の爆発的増加は、ネアンデルタール集団のダイナミクスに影響を与えない。これは、いずれにしろ平原部分にネアンデルタールが存在せず、サピエンスの平原への進出が競争排除を引き起こさないためである。ネアンデルタールはおおよそ一定のスピードで減少していき、最終的には絶滅する（図 3 b）。

対照的に、気候が安定だが寒冷な場合は（シナリオ 3）、ネアンデルタールはほぼ永久的に存続し、絶滅へと至らない（図 3 c）。この幾分驚くべき結果は、次のように説明することができる。シナリオ 3 の設定では、半島にある森林は、完全に他の森林から隔離されている。したがって、サピエンスは平原に進出するまで絶対にこれらの半島に到達することがない。しかしながら、一旦平原に拡散すると、サピエンスは完全に平原に適応するため、全ての森林型技術を忘れてしまう。そのため、半島の入り口付近にいるサピエンスは森林では生きていくことができないが、一方で半島内のネアンデルタールは完全に森林に適応しているという状態が生じる。これが、サピエンスがなかなか半島に侵入できない理由である。シナリオ 1 の場合だと、半島の入り口付近にいるサピエンスは周期的に森林の回復を経験するため、部分的にではあるが森林の生活に適応している。それゆえ、シナリオ 3 に比べると、半島に侵入する可能性はシナリオ 3 に比べると遥かに高くなる。シナリオ 2、3 の両方において、文化多様性は一貫して極度に低く、その点においてもシナリオ 1 と異なる（図 4）。

まとめると、シミュレーションより、気候変動、文化進化、大陸の形状は全て交替

劇の様相を決定する重要な要素であることが分かった。特に、シミュレーションは次のことを説明する。(i) なぜネアンデルタールはイベリア半島において例外的に長く存続したのか、(ii) なぜサピエンスがヨーロッパに広がるまでに長い時間がかかったのか、(iii) なぜサピエンスの文化多様性はとくに交替劇の時代において開花したのか。さらに、シミュレーションから、ヨーロッパのサピエンスは平原に拡散する際にかなり強い遺伝的ボトルネックを経験したことが示唆される。将来、現行のシミュレーションと集団遺伝学的なモデルを組み合わせ、現在のヨーロッパ集団やユーラシア集団の遺伝的構造を予測するのも面白いだろう。予測された遺伝的構造は最新の集団遺伝学的データを用いて検証できるかもしれない。しかしながら、その前に、モデルの非現実的な側面を幾つか修正しておく必要がある。例えば、現行のモデルでは、氷床を考慮しておらず、それゆえサピエンスは低緯度地域と同じ速度でスカンジナビア半島にまで広がって行ってしまう。氷床の存在は上記の結果に質的な影響は与えないだろうが、遺伝的構造の予測には影響を与えるだろう。また、モデルを現実的にするためには、砂漠も考慮しなくてはならない。より重要なのは、現行のモデルでは、植生が変動する地域でしか文化の多様性が向上しないということである（図 4 a）。現実では、サピエンスの文化は他の地域でも多様化したと思われるが、この乖離については、まだ良い説明がない。さらに、モデルは社会学習を通じたバンド間の文化の伝播を考慮していないが、現実には、これが存在したはずである。

## 引用文献

- Aoki K, & Nakahashi W (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. *Theoretical Population Biology* 74, 356-368.
- Banks WE, d'Errico F, Peterson AT, Kageyama M, Sima A, & Sanchez-Goni M-F (2008) Neanderthal extinction by competitive exclusion. *PLoS ONE* 3(12): e3972. doi: 10.1371/journal.pone.0003972.
- Finlayson C (2004) *Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Finlayson C, & Carrion JS (2007) Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 213-222.
- Hortola P, & Martinez-Navarro B (2012) The Quaternary megafaunal extinction and the fate of Neanderthals: An integrative working hypothesis. *Quaternary International* (in press).
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Shea JJ (2003) Neanderthals, competition, and the origin of modern human behavior in the

Levant. *Evolutionary Anthropology* 12, 173-187.

Willis KJ (1996) Where did the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour* 20, 110-114.

Zilhão J (2000) The Ebro Frontier: a model for the late extinction of Iberian Neanderthals. In: Stringer C, Barton RNE, Finlayson C (eds.): *Neanderthals on the edge: 150<sup>th</sup> anniversary conference of the Forbes' Quarry discovery, Gibraltar*, pp. 111-121. Oxford, Oxbow Books.

Zilhão J, Davis SJM, Duare C, Soares AMM, & Steier P et al. (2010) Pego do Diabo (Loures, Portugal): Dating the emergence of anatomically modernity in Westernmost Eurasia. *PLoS ONE* 5(1): e8880. doi:10.1371/journal.pone.0008880.

### **A simulation study of the replacement of Neanderthals by modern humans in Europe: Effect of climate change, cultural evolution, and the shape of the continent**

Yutaka Kobayashi

Graduate School of Science, the University of Tokyo

**Abstract:** The cause of the replacement of Neanderthals by modern humans is one of the biggest mysteries in human paleontology. Some stresses importance of climate change and others the role of competitive exclusion. In the present study, the following set of hypotheses, which involves both of them, is proposed: (1) Modern humans spread into Europe 40k years ago because they acquired techniques to live in treeless environments. (2) Among hominids only modern humans accomplished this because of distinct innovative abilities. (3) Climate change caused drastic increase of the rate of cultural evolution and cultural diversity. (4) Neanderthals survived in the Iberian Peninsula exceptionally long because the peninsula was a glacial refuge for trees. (5) Neanderthals rapidly disappeared in places other than the peninsula because modern humans inhibited their re-expansion in warm periods. A simulation model is constructed to show that the replacement possibly occurred in a way consistent with all the above hypotheses (1)-(5).



# 遺伝データからヒトの新大陸進出を考察する

山口今日子

琉球大学 亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構  
琉球大学大学院 医学研究科 人体解剖学講座

## 1. はじめに

ヒト (*Homo sapiens*) とネアンデルタール (*Homo neanderthalensis*) の分布域の差は遺跡から明らかになっているが、その差が生じた理由には諸説ある。ネアンデルタールが絶滅した一方ヒトが分布拡大した、つまり「交替劇」が起こった原因は気候変動であるという気候説や (Finlayson & Carrion 2007)、両者の学習能力に生得的な差があったためという学習仮説がその一例である。本プロジェクトは後者に焦点を当てて交替劇を検証している。ヒトの分布拡大は北極圏までにも及ぶが、極寒の環境へ進出は衣類、住居、新たな食料資源の獲得技術などの文化的適応なしでは不可能であったであろう。寒冷環境にヒトとネアンデルタールがどう対応したかを知ることは、学習能力の相違を検証するのに役立つと考えられるが、その検証にはどのような方法が最適であるかを検討するため、まず移動の歴史を知る必要がある。

シベリアのヤナ RHS 遺跡は約 3 万年前と推定されており、後期旧石器初期の石器作製技術を持ったヒト集団が北緯 70 度以北に進出した証拠である (Pitulko et al. 2004)。一方、ネアンデルタールは北緯 60 度以北には進出しなかったと考えられてきたが、34,000~31,000 年前のヴィゾーバヤ遺跡がネアンデルタールの居住跡かもしれないという議論が近年交わされている (Slimak et al. 2011)。いずれにせよ、ネアンデルタールよりもヒトのほうが北へ東へと分布を拡げたことは確かであり、シベリアや北極圏へのヒトの進出は、その後のアメリカ大陸への分布拡大につながってゆく。

以上は考古学的証拠からの見解であるが、遺伝学的研究からはどのようなことが言えるだろうか？本稿では、前半でシベリアとアメリカ先住民の分岐とその年代について、現生人類の遺伝的データを用いた研究をレビューする。また、ネアンデルタールが成し遂げなかった北極圏進出が、ヒトに可能であった理由は現代人のゲノムから分かるであろうか？そこで本稿の後半では、理由の一つに両者の学習能力の違いを仮定し、学習能力と関係する形質の遺伝子を探るため、ゲノムワイド関連解析のデータベースを用いた解析の第一段階について報告する。



## 2. ヒトの北方・新大陸への進出

ヒトが出アフリカ後に東ユーラシアまで到達したルートは一つだけではなかったと考えるのは自然だが、確実に言えるシナリオは未だ無いのが現実である。Pope と Terrell (2008) の遺跡、海水面、気候のデータに基づく総説によると、45,000 年～40,000 年前には比較的安定した気候と海水面が保たれたおかげで、海岸沿いのルート（南ルート）を通して東南アジアの大部分に分布拡大したと考えられる。また、ロシアの北東や日本列島には 38,000 年～37,000 年前までに到着したようだ (Pope & Terrell 2008)。シベリアには南ルートで来た東ユーラシアの集団が移住したと考えられるが、これ以外にも西ユーラシアの集団がウラル山脈を北に回って海岸沿いに移動した可能性や、アルタイ山脈を越えるか迂回して移動した可能性もあるかもしれない。33,000 年前以降は気候が寒冷乾燥化し、北方への進出は難しかったようだ。新大陸への移住はベーリング陸橋が存在した最終氷期最盛期（約 20,000 年前）から 13,000 年前、つまり北アメリカでクロヴィス文化が花開く前までに起こったのは確かであろう。

クロヴィス文化はアメリカ大陸最初の居住者によるものだと考えられてきたが、最近では新たな考古学的証拠、例えば南米チリのモンテ・ヴェルデ遺跡が 14,600 年前と 13,000 年前よりやや古いことなどから、新大陸移住のシナリオが書き換えられつつある (Dillehay et al. 2008)。今では最初の出ユーラシア集団はベーリング陸橋や新大陸の太平洋沿岸を通して、かなり早い速度で南米まで移動したという説が広く受け入れられている。

以前より、言語学、考古学、生物学的証拠に基づき新大陸の移住は3回起こったと提唱されていたが (Greenberg et al. 1996)、アメリカ大陸への移住が複数回あったことは、ミトコンドリア DNA に加え、近年のアメリカ先住民の核 DNA 全ゲノム解析からも示唆されている (Reich et al. 2012)。アジア集団とアメリカ集団の分岐年代は核 DNA ゲノムからは推定されていないが、ミトコンドリア DNA のハプログループ解析による年代推定は複数あり、これらを総合するとアメリカ先住民の祖先（第1波）は 20,000～15,000 年前にアジアの集団から分岐してベーリング陸橋を渡ったという説が有力と考えられる (O'Rourke & Raff 2010)。

Reich ら (2012) による核ゲノムの研究によれば、第1波は Zapotec などの北アメリカリンド語族や、Karitiana などの南アメリカ先住民へと続く系統であることが、混血を仮定した系統解析から示唆されている。さらに、第2波以降で新大陸に進出したヒトが第1波で既に移住していた集団と混血し、現在のエスキモー・アレウト語族やナ・デネ語族を形成した可能性が高いことがわかった。また、シベリアの東端に住むナウカン族がイヌイットのユーラシアへの逆移住集団を祖先にもつ可能性も示されている。残念ながら、シベリアの集団がいつヨーロッパや東アジアの集団と分岐したかに

関してはまだ報告がない。しかし、近年の技術の発展により、次々と人類集団の分岐と移動に関する研究が報告されているため、シベリア・北極圏を含む東ユーラシアの人類の分岐と移動が明らかになる日も近いのかもしれない。

### 3. 学習関連遺伝子を探る

以上のように、北極圏や新大陸など厳しい環境や新しい環境に進出していったヒトであるが、この大いなる旅を可能にした遺伝子は我々現代人にも受け継がれているはずである。可能にしたのが学習能力であると仮定し、学習能力と関係がありそうな形質の遺伝子を探るため、現代人ゲノムのデータベースを用いた解析の第一段階を行った。ゲノムワイド関連解析のデータベース、“A Catalog of Genome-Wide Association Studies”はオンラインで一般公開されている。ゲノムワイドの関連研究は日進月歩の分野であるが、このデータベースは毎週 PubMed（文献データベース）で新たな報告を検索し、随時情報を更新しており、2013 年 2 月 28 日現在では 1,525 本もの論文からのデータが掲載されている。合計 788 疾患/形質より精神疾患や脳神経に関するものを 171 個選択し (Table 1)、それらとゲノムワイド水準で関連のある SNP を選出した。これらの疾患/形質は精神疾患/発達障害 (37 個)、認知症 (10 個)、依存症/嗜癖 (22 個)、脳神経の形態や発生 (24 個)、認知/知能 (16 個)、その他神経等に関連するもの (62 個) を含む。Green ら (2010) によるネアンデルタール DNA の研究では、ヒトの系統で正の淘汰を受けた可能性のあるゲノム領域が示されている。この領域には既に機能がわかっている遺伝子、例えば自閉症と関連がある *CADPS2* などが含まれるが、機能が分かっていない領域もある。こういった領域は 2010 年以降の論文で関連形質が明らかになっている可能性もある。よって、来年度は上記のように選出した疾患/形質と関連のある遺伝子、SNP を精査し、ヒトとネアンデルタールの違いを検討する予定である。

また、環境への遺伝適応に関して、Hancock ら (2011) は 61 集団で気候変数（日照量、降雨量、相対湿度、夏の最高気温、冬の最低気温、緯度等）とアリル頻度の相関を調べ、気候によって選択を受けたゲノム領域を推定している (Hancock et al. 2011)。この研究では代謝や皮膚色に関する遺伝子に寒冷適応の痕跡が見られた。例えば *TRIP6* (thyroid hormone receptor interactor 6) という遺伝子はエネルギー代謝や基礎代謝量の他に、バクテリアに対する免疫反応や腫瘍の侵襲性と関連があると言われている。この遺伝子上にある SNP、rs2075756 の派生アリル頻度には緯度や冬の最低気温との相関がみられ、エネルギー代謝に気温による選択圧がかかった可能性を示した。彼らの結果は dbCLINE というデータベースとして公開されており、これを用いて先述の“A Catalog of Genome-Wide Association Studies”で選出した脳神経・精神疾患に関連

する遺伝子に気候を介した選択圧がかかった可能性を検討する予定である。

#### 4. おわりに

今後の大きな目的は、交替劇をヒトとネアンデルタールの遺伝的違いから考証することである。そのためには両者の学習能力や形態のどこに焦点を当てるべきか、B01班や他班からの助言をいただきたい。例えば、C01班の神経科学からは、脳の部位のうち成果の予測に関係する前頭前皮質（Prefrontal cortex、PFC）や、学習への意欲に関与する線条体はヒトとネアンデルタールで相違が見られるかもしれないという報告があった（Mizuno 2012）。前述の 171 疾患/形質（Table 1）には前頭前皮質や線条体は含まれていないが、同様に注目すべき脳の部位を提案いただければ、その大きさや機能との関連遺伝子をみつけ、ヒトとネアンデルタールの違いを検証できるであろう。

#### 引用文献

- Dillehay TD, Ramírez C, Pino M, Collins MB, Rossen J, & Pino-Navarro JD. 2008. Monte Verde: Seaweed, food, medicine, and the peopling of South America. *Science* 320(5877), 784-786.
- Finlayson C, & Carrion JS (2007) Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology and Evolution* 22(4),213-222.
- Greenberg JH, Turner CGI, Zegura SL, Campbell L, Fox JA, Laughlin WS, Szathmary EJE, Weiss KM, & Woolford E (1986) The settlement of the Americas: A comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence. *Current Anthropology* 27(5), 477-497.
- Hancock AM, Witsenky DB, Alkorta-Aranburu G, Beall CM, Gebremedhin A, Sukernik R, Utermann G, Pritchard JK, Coop G, & Di Rienzo A (2011) Adaptations to climate-mediated selective pressures in humans. *PLoS Genetics* 7(4), e1001375.
- Mizuno K (2012) Neural substrates of motivation to learn and fatigue. In: Akazawa T & Nishiaki Y (eds.) *RNMH2012 - The First International Conference*, pp. 82-83.
- O'Rourke DH, & Raff JA (2010) The human genetic history of the Americas: the final frontier. *Current Biology* 20(4), R202-207.
- Pitulko VV, Nikolsky PA, Giryay EY, Basilyan AE, Tumskoy VE, Koulakov SA, Astakhov SN, Pavlova EY, & Anisimov MA (2004) The Yana RHS site: Humans in the Arctic before the Last Glacial Maximum. *Science* 303(5654), 52-56.

| 精神疾患/発達障害                                                     | 認知症                                | 依存症/嗜癖                                           | 脳神経                                          | 認知/知能                                 | その他                                                       |                                                                 |
|---------------------------------------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| Anorexia nervosa                                              | AB1-42                             | Addiction                                        | 5-HTT brain serotonin transporter levels     | Cognitive ability                     | Adverse response to carbamazepine                         | Partial epilepsies                                              |
| Asperger disorder                                             | Alzheimer's disease                | Alcohol and nicotine co-dependence               | Amygdala reactivity                          | Cognitive decline                     | Adverse response to lamotrigine and phenytoin             | Personality dimensions                                          |
| Attention deficit hyperactivity disorder                      | Alzheimer's disease (age of onset) | Alcohol consumption                              | Brain development                            | Cognitive function                    | Amyotrophic lateral sclerosis                             | Prion diseases                                                  |
| Attention deficit hyperactivity disorder (time to onset)      | Alzheimer's disease (late onset)   | Alcohol dependence                               | Brain imaging                                | Cognitive performance                 | Amyotrophic lateral sclerosis (interaction)               | Progressive supranuclear palsy                                  |
| Attention deficit hyperactivity disorder and conduct disorder | Alzheimer's disease biomarkers     | Alcohol withdrawal symptoms                      | Brain imaging in schizophrenia (interaction) | Cognitive test performance            | Antipsychotic drug-induced weight gain                    | Response to antidepressant treatment                            |
| Attention deficit hyperactivity disorder motor coordination   | Progranulin levels                 | Alcoholism (12-month weekly alcohol consumption) | Brain lesion load                            | Educational attainment                | Antipsychotic-induced QTc interval prolongation           | Response to antidepressants                                     |
| Attention deficit hyperactivity disorder symptoms             | P-tau181p                          | Alcoholism (alcohol dependence factor score)     | Brain structure                              | Episodic memory                       | Chronic fatigue syndrome                                  | Response to antipsychotic therapy (extrapyramidal side effects) |
| Autism                                                        | T-tau                              | Alcoholism (alcohol use disorder factor score)   | Caudate nucleus volume                       | General cognitive ability             | Cortisol secretion                                        | Response to antipsychotic treatment                             |
| Bipolar disorder                                              | Vascular dementia                  | Alcoholism (heaviness of drinking)               | Cortical structure                           | Information processing speed          | Creutzfeldt-Jakob disease                                 | Response to citalopram treatment                                |
| Bipolar disorder (age of onset and psychomotor symptoms)      | White matter hyperintensity burden | Caffeine consumption                             | Cortical thickness                           | Intelligence                          | Creutzfeldt-Jakob disease (variant)                       | Response to iloperidone treatment (PANSS-T score)               |
| Bipolar disorder and major depressive disorder                |                                    | Cannabis dependence                              | Electroencephalogram traits                  | Mathematical ability                  | Dupuytren's disease                                       | Response to iloperidone treatment (QT prolongation)             |
| Bipolar disorder and schizophrenia                            |                                    | Cannbis use (initiation)                         | Electroencephalographic traits in alcoholism | Memory (short-term)                   | Essential tremor                                          | Response to interferon beta therapy                             |
| Conduct disorder (case status)                                |                                    | Coffee consumption                               | Entorhinal cortical thickness                | Memory performance                    | Event-related brain oscillations                          | Response to lithium treatment in bipolar disorder               |
| Conduct disorder (interaction)                                |                                    | Drinking behavior                                | Frontotemporal lobar degeneration            | Neural processing (facial expression) | Gaucher disease severity                                  | Response to methylphenidate treatment                           |
| Conduct disorder (symptom count)                              |                                    | Gambling                                         | Functional MRI                               | Reasoning                             | Handedness in dyslexia                                    | Restless legs syndrome                                          |
| Depression (quantitative trait)                               |                                    | Heroin addiction                                 | Hippocampal atrophy                          | Working memory                        | Head circumference (infant)                               | Sexual dysfunction (SSRI/SNRI-related)                          |
| Depression and alcohol dependence                             |                                    | Hoarding                                         | Hippocampal volume                           |                                       | Hearing impairment                                        | Sleep duration                                                  |
| Epilepsy                                                      |                                    | Methamphetamine dependence                       | Intracranial volume                          |                                       | Insomnia (caffeine-induced)                               | Sleepiness                                                      |
| Formal thought disorder in schizophrenia                      |                                    | Nicotine dependence                              | Lentiform nucleus volume                     |                                       | Leprosy                                                   | Stroke                                                          |
| Hyperactive-impulsive symptoms                                |                                    | Smoking behavior                                 | MRI atrophy measures                         |                                       | Meningioma                                                | Stroke (ischemic)                                               |
| Inattentive symptoms                                          |                                    | Smoking cessation                                | Neuranatomic and neurocognitive phenotypes   |                                       | Meningococcal disease                                     | Subarachnoid aneurysmal hemorrhage                              |
| Major depressive disorder                                     |                                    | Substance dependence                             | Normalized brain volume                      |                                       | Migraine                                                  | Subclinical brain infarct                                       |
| Major depressive disorder (broad)                             |                                    |                                                  | Volumetric brain MRI                         |                                       | Moyamoya disease                                          | Tardive dyskinesia                                              |
| Major mood disorders                                          |                                    |                                                  | White matter integrity                       |                                       | Multiple sclerosis                                        | Temperament                                                     |
| Migraine in bipolar disorder                                  |                                    |                                                  |                                              |                                       | Multiple sclerosis (age of onset)                         | Temperament (bipolar disorder)                                  |
| Narcolepsy                                                    |                                    |                                                  |                                              |                                       | Multiple sclerosis (severity)                             |                                                                 |
| Neuroticism                                                   |                                    |                                                  |                                              |                                       | Multiple sclerosis--Brain Glutamate Levels                |                                                                 |
| Obsessive-compulsive disorder                                 |                                    |                                                  |                                              |                                       | Neuroblastoma                                             |                                                                 |
| Panic disorder                                                |                                    |                                                  |                                              |                                       | Neuroblastoma (high-risk)                                 |                                                                 |
| Post- traumatic stress disorder                               |                                    |                                                  |                                              |                                       | Neuromyelitis optica                                      |                                                                 |
| Schizophrenia                                                 |                                    |                                                  |                                              |                                       | Odorant perception                                        |                                                                 |
| Schizophrenia (treatment refractory)                          |                                    |                                                  |                                              |                                       | Paclitaxel-induced neuropathy                             |                                                                 |
| Schizophrenia, bipolar disorder and depression (combined)     |                                    |                                                  |                                              |                                       | Parkinson's disease                                       |                                                                 |
| Social and Non-Social Autistic-Like Traits                    |                                    |                                                  |                                              |                                       | Parkinson's disease (age of onset)                        |                                                                 |
| Speech perception in dyslexia                                 |                                    |                                                  |                                              |                                       | Parkinson's disease (familial)                            |                                                                 |
| Suicidal ideation                                             |                                    |                                                  |                                              |                                       | Parkinson's disease (interaction with coffee consumption) |                                                                 |
| Suicide attempts in bipolar disorder                          |                                    |                                                  |                                              |                                       | Parkinson's disease (motor and cognition)                 |                                                                 |

Table 1. 脳神経・精神疾患のリスト。A Catalog of Genome-Wide Association Studies に記載のある疾患／形質のうち、脳神経・精神疾患に関係する 171 個を表にまとめた。

Pope KO, & Terrell JE (2008) Environmental setting of human migrations in the circum-Pacific region. *Journal of Biogeography* 35(1), 1-21.

Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N et al. (2012) Reconstructing native American population history. *Nature* 488(7411), 370-374.

Slimak L, Svendsen JJ, Mangerud J, Plisson H, Heggen HP, Brugere A, & Pavlov PY (2011) Late Mousterian persistence near the Arctic Circle. *Science* 332(6031), 841-845.

### **Examining human expansion to the New World from the genetic data**

Kyoko Yamaguchi

Transdisciplinary Research Organization for Subtropical and Island Studies  
and

Department of Human Biology and Anatomy, Graduate School of Medicine,  
University of the Ryukyus

**Abstract:** *Homo sapiens* acquired the ability to culturally adapt to the cold climate or harsh environment, which enabled them to expand to Siberia and the New World. The first part of this report reviews the genetic studies on modern humans, with a focus on the divergence of Native American from Siberian. According to the literature, mitochondrial DNA haplogroup analyses suggest that the first American diverged from Siberian about 20,000-15,000 years before present, and then crossed the Beringia. Also, both mitochondrial DNA analyses and the whole genome analysis of nuclear DNA support multiple migrations to the New World. The second part of this report describes the first step to the analysis of genetic basis of learning ability using public databases. A total 171 diseases or traits that are possibly related to brain, nerve, and mental disorders were selected from a database called “A Catalog of Genome-Wide Association” and the SNPs that have associations with these traits at a genome-wide significant level were filtered. The next step will be examining these SNPs in relation to the difference between modern humans and Neanderthals.

## 研究項目 B01 2012 年度班会議プログラム

### 第 1 回班会議 (A01 班と合同開催)

日程：平成 24 年 8 月 27 日～28 日

場所：北海道大学遠友学舎

#### 第 1 日の話題提供

- 川崎廣吉 「学習能力進化の反応拡散モデル：個体群圧力の効果」  
若野友一郎 「生活史戦略としての学習能力の進化」  
嶋田誠 「古代人ハプロタイプ特異的変異：1000 genomes を用いた試み」  
高橋伸幸 「創造力の高い人は真似も上手？」  
木村亮介 「ヒト集団間の相互作用：競争と吸収合併」  
仲田大人 「国府型石器群の伝播」  
高倉純 「石器作りの学習と文化伝達：細石刃石器群を例に」

#### 第 2 日の話題提供

- 小林豊 「気候変動、文化多様性、ヨーロッパにおける交替劇：格子モデルシミュレーションによる理論研究」  
加藤博文 「環境適応行動はどのように推定できるのか：考古学からの視点」  
長沼正樹 「ロシア語圏の旧石器資料：データベース入力作業経過」  
中橋 渉 「異文化交流が文化進化に与える影響」  
堀内史朗 「定住と長距離移動が交易に与える影響」

### 第 2 回班会議

日程：平成 25 年 2 月 15 日～16 日

場所：沖縄県那覇市伝統工芸館

#### 第 1 日の話題提供

- 高橋伸幸 「ホモ・サピエンスにおける 3 種類の学習能力」  
嶋田 誠 「現代人ゲノム中に存在する古代人由来配列の探索」  
小林 豊 「交替劇シミュレーションモデルの説明、可能な発展と共同研究に関する模索」  
川崎廣吉 「競争系の Lotka-Volterra モデルと反応拡散方程式モデル」



第 2 日の話題提供

堀内史朗 「集団間交流の数理モデリングと社会調査」

田村光平 「構造化された集団における文化進化」

## 研究発表

### 雑誌論文

Aoki K, Wakano JY, & Lehmann L (2012) Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theoretical Population Biology* 81, 300-309.

Horiuchi S (2012) Emergence and persistence of communities: analysis by means of a revised hawk-dove game. *理論と方法* 27, 299-306.

Horiuchi S (2012) Community creation by residents and tourists via Takachiho kagura in Japanese rural area. *Sociology Mind* 2, 306-312.

Japanese Archipelago Human Population Genetics Consortium (Jinam T, Nishida N, Hirai M, Kawamura S, Oota H, Umetsu K, Kimura R, Ohashi J, Tajima A, Yamamoto T, Tanabe H, Mano S, Suto Y, Kaname T, Naritomi K, Yanagi K, Niikawa N, Omoto K, Tokunaga K, & Saitou N) (2012) The history of human populations in the Japanese Archipelago inferred from genomewide SNP data with a special reference to the Ainu and the Ryukyuan populations. *Journal of Human Genetics* 57, 787-795.

Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.

Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) Evolution of social versus individual learning in an infinite island model. *Evolution* 66, 1624-1635.

Lehmann L, & Wakano JY (2013) The handaxe and the microscope: individual and social learning in a multidimensional model of adaptation. *Evolution and Human Behavior* 34, 109-117.

Lehmann L, Wakano JY, & Aoki K (2013) On optimal learning schedules and the marginal value of cumulative cultural evolution. *Evolution*, in press.

Nakahashi W (2013) Evolution of improvement and cumulative culture. *Theoretical Population Biology* 83, 30-38.

Nakahashi W, & Horiuchi S (2012) Evolution of ape and human mating systems. *Journal of Theoretical Biology* 296, 56-64.

Nakahashi W, Wakano JY, & Henrich J (2012) Adaptive social learning strategies in temporally and spatially varying environments. *Human Nature* 23, 386-418.

Shimada MK (2013) Survival for all: let's share benefits and hardships. *International Journal of Evolution* 1:1, doi: 10.4172/ievj.1000e103.

Wakano JY (2012) Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by

conformist transmission. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 375-386.

Yamaguchi K, Watanabe C, Kawaguchi A, Sato T, Naka I, Shindo M, Moromizato K, Aoki K, Ishida H, & Kimura R (2012) Association of melanocortin 1 receptor gene (MC1R) polymorphisms with skin reflectance and freckles in Japanese. *Journal of Human Genetics* 57, 700-708.

#### 著書・同掲載論文

Horiuchi S (2012) The boundary between“bad”and“good”outsiders and the construction of unifying elements underpinning rural communities. In: *Advances in Sociology Research Volume 12*, pp. 235-249. Nova Publisher.

Horiuchi S, Kanazawa Y, Suzuki T, & Takikawa H (2013) Who gain resources from which social capital? A mathematical review. In: *Social Capital: Theory, Measurement and Outcome*. Nova Publisher, in press.

#### 国際会議発表

Aoki K (2012) Evolution of learning strategies in spatially heterogeneous environments. C-J-K International Conference on Mathematical Biology. Pusan National University, Pusan, Korea. 2012.5.23.

Aoki K (2012) The Moran model and cultural evolutionary rates. The Wenner-Gren Foundations International Symposium: Cultural Evolution—Patterns of Cultural Change and Diversification. Wenner-Gren Centre, Stockholm, Sweden. 2012.9.

Aoki K (2012) Determinants of cultural evolutionary rates. International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning. Tokyo, Japan. 2012.11.18-24.

Kobayashi Y, & Wakano JY (2012) An evolutionary game of social versus individual learning in a spatially subdivided population. C-J-K International Conference on Mathematical Biology. Pusan National University, Pusan, Korea. 2012.5.23.

Kobayashi Y (2012) A simulation study on the replacement of Neanderthals by modern humans in Europe: Implications of climate change, cultural diversification, and the shape of the continent. International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning (poster). Tokyo, Japan. 2012.11.18-24.

Nakahashi W (2012) A mathematical model of cultural evolution. 2012 International Conference on Modeling, Analysis and Simulation (poster). 2012.11.

Nakahashi W (2012) A mathematical model of cultural interactions between modern and archaic humans. International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning (poster). Tokyo, Japan. 2012.11.18-24.

Wakano JY (2012) Scheduling of individual and social learning as an optimal life history strategy. International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans: Testing Evolutionary Models of Learning. Tokyo, Japan. 2012.11.18-24.

## 学会発表

青木健一 (2012) 「成長段階に依存する学習戦略の進化」『第 66 回日本人類学会大会』日吉：慶應義塾大学. 2012.11.

堀内史朗 (2012) 「マツリが活性化するメカニズムの分析：地区外への開放性影響」『第 54 回数理社会学会大会』関東学院大学. 2012.8.

小林豊、大槻久 (2012) 「学習能力の進化と環境の空間的異質性について」『第 14 回日本進化学会大会』南大沢：首都大学. 2012.8.21.

小林豊、大槻久 (2012) 「二重継承の包括適応度理論」『第 22 回日本数理生物学会大会』津島：岡山大学. 2012.9.11.

小林豊、大槻久、若野友一郎 (2012) 「情報フリーライダーの進化生物学：亀田と中西から 10 年を経て」『第 22 回日本数理生物学会大会』津島：岡山大学. 2012.9.12.

中橋渉 (2012) 「蓄積的な文化をもたらす学習能力」『第 14 回日本進化学会大会』南大沢：首都大学. 2012.8.

中橋渉 (2012) 「芸術の爆発とネアンデルタール」『第 22 回日本数理生物学会大会』津島：岡山大学. 2012.9.

中橋渉 (2012) 「移行期文化と芸術の爆発」『第 66 回日本人類学会大会』日吉：慶應義塾大学. 2012.11.

中橋渉 (2012) 「芸術の爆発はなぜ起こったか？」『第 5 回日本人間行動進化学会』東京. 2012.12.

山口今日子 (2012) 「候補遺伝子アプローチによる日本人皮膚色の関連遺伝子多型の同定」『第 66 回日本人類学会大会』日吉：慶應義塾大学. 2012.11.4.

文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2010～2014  
「交替劇」（ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：学習能力の進化に基づく実証的研究）  
（領域番号 1201）  
研究項目 B01「ヒトの学習能力の進化モデルの研究」  
2012 年度研究報告書

2013 年 3 月 25 日発行

[編集・発行]

B01 班研究代表者 青木健一

〒113-0033 東京都文京区本郷 7-3-1

東京大学大学院 理学系研究科生物科学専攻

Tel. (03) 5841-4492

[印刷・製本]

株式会社ブレイズ・ネットワーク

〒162-0801 東京都新宿区山吹町 347

<http://www.brains-network.com/>

[r66@brains-network.com](mailto:r66@brains-network.com)

Tel. (03) 3267-8711